

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
DEPARTAMENTOS DE PARASITOLOGÍA
Y BIOLOGÍA ANIMAL I**



* 5 3 0 9 5 4 1 6 9 7 *

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

TESIS DOCTORAL

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA
PARASITOFAUNA DE LA ANGUILA EUROPEA
(*Anguilla anguilla* L., 1758)**

ISIDRO SÁNCHEZ SUÁREZ

MADRID 1994

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
DEPARTAMENTOS DE PARASITOLOGÍA
Y BIOLOGÍA ANIMAL I**

TESIS DOCTORAL

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA
PARASITOFAUNA DE LA ANGUILA EUROPEA
(*Anguilla anguilla* L., 1758)**

Memoria que presenta para optar al
grado de Doctor, el licenciado en Cien-
cias Biológicas, Isidro Sánchez Suárez.

Tesis Doctoral dirigida por el Profesor Dr. Luis M. Zapatero Ramos

Madrid 1994

D. ANTONIO R. MARTÍNEZ FERNÁNDEZ, CATEDRÁTICO Y DIRECTOR DEL DEPARTAMENTO DE PARASITOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID.

CERTIFICA: Que el licenciado en Ciencias Biológicas, Isidro Sánchez Suárez, ha realizado bajo la dirección del Prof. Dr. Luis M. Zapatero Ramos, la memoria titulada: CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA PARASITOFUNA DE LA ANGIUILA EUROPEA (*Anguilla anguilla* L., 1758), para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas.

Y para que así conste, expido y firmo el presente en Madrid a cuatro de Noviembre de mil novecientos noventa y cuatro.



FACULTAD DE FARMACIA
MADRID

Antonio R. Martínez

A mis padres y
a mis dos hermanas

AGRADECIMIENTOS

Esta memoria es el resultado del trabajo realizado en los últimos años, al menos, desde que ocasionalmente en 1989 descubrí la ictioparasitología. A lo largo de todo este tiempo un nutrido grupo de personas me han asesorado, me han ayudado de muy diversas formas y me han acompañado en las numerosas horas de laboratorio. No me gustaría olvidarme de ninguno de ellos, entre otras razones, porque a pesar de que yo sea el único autor de este trabajo, ellos *forman parte íntegra de él*.

En primer lugar, quisiera expresar mi inmenso agradecimiento al Dr. Luis M. Zapatero Ramos, Profesor Titular de Parasitología y director de esta tesis. Primero por su ilimitada paciencia conmigo y segundo por su inestimable ayuda y enseñanza.

Al Prof. Dr. Antonio R. Martínez Fernández, Catedrático y Director del Departamento de Parasitología, por haber permitido la realización de este proyecto en dicho Departamento y por sus orientaciones que hicieron mejorar el mismo.

También mi estancia durante todo este tiempo en este laboratorio me ha permitido conocer gente maravillosa, con las que he compartido muchas horas y he podido contar cuando ha sido necesario. Me refiero a todos los profesores y doctorandos que allí trabajan y especialmente a mi compañera y amiga Teresa Salcedo Pérez.

Desde luego tengo que hacer notar en este apartado el apoyo por parte de Raquel y mis amigos con sus circunstancias, que aunque no desde el laboratorio pero sí desde fuera, han sabido apoyarme de una manera muy particular en todo momento..., ¿Verdad?

Por último quisiera tener un reconocimiento especial para Ignacio García Mas y Benigno Elvira Payán de la Facultad de CC. Biológicas de Madrid, Javier Lobón-Cerviá del Museo de Ciencias de Madrid y Gerardo García-Castrillo del Museo Marítimo del Cantábrico de Santander, por haber contribuido de alguna manera durante la elaboración de este trabajo.

ÍNDICE

1.- <u>INTRODUCCIÓN</u>	3
1.1.- JUSTIFICACIÓN DEL TRABAJO	3
1.2.- OBJETIVOS	4
2.- <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	7
2.1.- DESCRIPCIÓN DEL ÁREA GEOGRÁFICA DE DISTRIBUCIÓN DE LOS HOSPEDADORES	7
2.1.1.- <u>Características generales de la cuenca del Norte de España</u>	7
2.1.2.- <u>Descripción de la cuenca del río Esva</u>	8
2.1.2.1.- <u>Introducción</u>	8
2.1.2.2.- <u>Climatología</u>	8
2.1.2.3.- <u>Fisiografía, geología, litología y edafología</u>	9
2.1.2.4.- <u>Vegetación</u>	9
2.1.2.5.- <u>Hidrografía</u>	10
2.2.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DEL HOSPEDADOR	12
2.2.1 - <u>Familia Anguillidae</u>	12
2.2.1.1.- <u>Encuadre taxonómico</u>	12
2.2.1.2.- <u>Generalidades sobre los anguillidos</u>	12
2.2.1.3.- <u>El género <i>Anguilla</i> Shaw, 1803</u>	14
2.2.1.4.- <u><i>Anguilla anguilla</i> L., 1758</u>	17
2.3.- REVISIÓN DE PROTOZOOS	28
2.3.1.- <u>Orden KINETOPLASTIDA Honigberg, 1963 enmend.</u> <u>Vickerman, 1976</u>	30
2.3.1.1.- Suborden TRIPANOSOMATINA Kent, 1880	30
2.3.1.1.1.- Familia TRIPANOSOMATIDAE Doflein, 1911	30
2.3.2.- <u>Orden EUCCOCCIDIIDA Léger & Duboscq, 1910</u>	42
2.3.2.1.- Suborden EIMERIINA Léger, 1911	42
2.3.2.1.1.- Familia EIMERIIDAE Minchin, 1903	42
2.3.3.- <u>Orden HYMENOSTOMATIDA Delage & Hérouard, 1896</u>	50
2.3.3.1.- Suborden OPHRYOGLENINA Canella, 1964	50
2.3.3.1.1.- Familia ICHTHYOPHTHIRIIDAE Kent, 1881	50
2.3.4.- <u>Orden BIVALVULIDA Shulman, 1959</u>	55
2.3.4.1.- Suborden VARIISPORINA Lom & Noble, 1984	68
2.3.4.1.1.- Familia MYXIDIIDAE Thélohan, 1892	69
2.3.4.1.2.- Familia ORTHOLINEIDAE Lom & Noble, 1984	75
2.3.4.1.3.- Familia SPHAEROSPORIDAE Davis, 1917	76

2.3.4.2.- Suborden PLATYSPORINA Kudo, 1919	78
2.3.4.2.1.-Familia MYXOBOLIDAE Thélohan, 1892	79
2.4.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE LOS PLATELMINTOS	82
2.4.1.- <u>Orden MONOISTHOCOTYLEA Odnher, 1912</u>	83
2.4.1.1.- Superfamilia DACTYLOGYROIDEA Yamaguti, 1963	93
2.4.1.1.1.- Familia PSEUDODACTYLOGYRIDAE Le Brun, Lambert & Justine, 1986	94
2.4.2.- <u>Orden PSEUDOPHYLLIDEA Carus, 1863</u>	98
2.4.2.1.- Familia BOTHRIOCEPHALIDAE Blanchard, 1849	99
2.5.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE LOS NEMATODOS	103
2.5.1.- <u>Orden ENOPLIDA Chitwood, 1933</u>	104
2.5.1.1.- Superfamilia TRICHINELLOIDEA Roman, 1965	104
2.5.1.1.1.- Familia TRICHURIDAE (Ranson, 1911) Railliet, 1915	106
2.5.2.- <u>Orden ASCARIDIDA Skrjabin & Schulz, 1940</u>	111
2.5.2.1.- Superfamilia SEURATOIDEA Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959	115
2.5.2.1.1.- Familia QUIMPERIIDAE (Gendre, 1928) Baylis, 1930	118
2.5.3.- <u>Orden SPIRURIDA Chitwood, 1933</u>	122
2.5.3.1.- Superfamilia HABRONEMATOIDEA	123
2.5.3.1.1.- Familia CYSTIDICOLIDAE Skrjabin, 1946	124
2.6.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE LOS ACANTOCÉFALOS	135
2.6.1.- <u>Orden ECHINORHYNCHIDA Southell & Macfie, 1925</u>	136
2.6.1.1.- Familia ECHINORHYNCHIDAE Cobbold, 1876	137
3.- <u>MATERIAL Y MÉTODOS</u>	143
3.1.- EJEMPLARES ESTUDIADOS	143
3.1.1.- <u>Programa de recogida</u>	143
3.1.2.- <u>Captura y mantenimiento en el laboratorio</u>	148
3.1.3.- <u>Características de las anguilas</u>	149
3.2.- MATERIAL DE LABORATORIO	150
3.3.- TÉCNICAS PARASITOLÓGICAS	150
3.3.1.- <u>Necropsia y procedimientos</u>	150
3.3.2.- <u>Estudio de protozoos</u>	152
3.3.2.1.- Protozoos hemáticos	152
3.3.2.2.- Protozoos no hemáticos	152
3.3.2.3.- Tinciones	153
3.3.3.- <u>Estudio de los helmintos</u>	154
3.3.3.1.- Recogida de los helmintos	154
3.3.3.2.- Relajación, fijación y conservación de los helmintos	154

3.3.3.3.- Tinción y montaje de los monogeneas	155
3.3.3.4.- Tinción y montaje de los cestodos	155
3.3.3.5.- Aclarado y montaje de los nematodos y acantocéfalos	157
3.3.4.- <u>Calibrado y medición de los parásitos</u>	158
3.3.4.1.- Medidas en protozoos	158
3.3.4.2.- Medidas en helmintos	160
3.4.- ESTUDIO TAXONÓMICO	165
3.4.1.- <u>En protozoos</u>	165
3.4.2.- <u>En helmintos</u>	166
3.5.- ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	166
4.- <u>RESULTADOS</u>	171
4.1.- PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS DEL AGUA	171
4.2.- CONTENIDO GASTROENTÉRICO DE LAS ANGUILAS	171
4.3.- RESULTADOS DE PROTOZOOS	175
4.3.1.- <u>Distribución y porcentajes</u>	175
4.3.2.- <u>Características de los protozoos encontrados</u>	187
4.3.2.1.- <i>Trypanosoma granulosum</i> Leveran & Mesnil, 1909	187
4.3.2.2.- <i>Epieimeria anguillae</i> (Léger & Hollande, 1922) Dyková & Lom, 1981	197
4.3.2.3.- <i>Octosporella</i> sp.	203
4.3.2.4.- <i>Ichthyophthirius multifiliis</i> Fouquet, 1876	207
4.3.2.5.- <i>Myxidium giardi</i> Cépède, 1906	213
4.3.2.6.- <i>Zschokkella stettinensis</i> Wierzbicka, 1987	219
4.3.2.7.- <i>Neomyxobolus</i> sp.	225
4.3.2.8.- <i>Hoferellus gilsoni</i> (Debaiseaux, 1925) Lom, Molnár & Dyková, 1986	231
4.3.2.9.- <i>Myxobolus kotlani</i> Molnár, Lom & Malik, 1986	237
4.3.3.- <u>Variaciones estacionales</u>	243
4.4.- RESULTADOS DE PLATELMINTOS	253
4.4.1.- <u>Distribución y porcentajes</u>	253
4.4.2.- <u>Características de las especies de platelmintos encontrados</u>	259
4.4.2.1.- <i>Pseudodactylogyrus anguillae</i> (Yin & Sproston, 1948) Gusseu, 1965	259
4.4.2.2.- <i>Bothriocephalus claviceps</i> (Goeze, 1782) Rudolphi, 1808	267
4.4.3.- <u>Variaciones estacionales</u>	273
4.5.- RESULTADOS DE NEMATODOS	277
4.5.1.- <u>Distribución y porcentajes</u>	277

4.5.2.- <u>Características de las especies de nematodos encontrados</u>	283
4.5.2.1.- <u>Pseudocapillaria tomentosa</u> (Dujardin, 1843) Freitas, 1959	283
4.5.2.2.- <u>Paraquimperia tenerrima</u> (Linstow, 1878) Baylis, 1934	293
4.5.2.3.- <u>Spinitectus inermis</u> Zeder, 1800	305
4.5.3.- <u>Variaciones estaciones</u>	315
4.6.- <u>RESULTADOS DE ACANTOCÉFALOS</u>	321
4.6.1.- <u>Distribución y porcentajes</u>	321
4.6.2.- <u>Características de la especie de acantocéfalo encontrado</u>	323
4.6.2.1.- <u>Acanthocephalus clavula</u> (Dujardin, 1845) Grabda-Kazubska & Chubb, 1968	323
4.6.3.- <u>Varaiciones estacionales</u>	333
5.- <u>DISCUSIÓN</u>	339
5.1.- <u>DISCUSIÓN SOBRE PROTOZOOS</u>	339
5.1.1.- <u>Sobre Trypanosoma granulosum</u>	339
5.1.2.- <u>Sobre Epieimeria anquillae</u>	342
5.1.3.- <u>Sobre Octosporella sp.</u>	346
5.1.4.- <u>Sobre Ichthyophthirius multifiliis</u>	348
5.1.5.- <u>Sobre Myxidium giardi</u>	348
5.1.6.- <u>Sobre Zschokkella stettinensis</u>	356
5.1.7.- <u>Sobre Neomyxobolus sp.</u>	358
5.1.8.- <u>Sobre Hoferellus gilsoni</u>	360
5.1.9.- <u>Sobre Myxobolus kotlari</u>	360
5.2.- <u>DISCUSIÓN SOBRE PLATELMINTOS</u>	367
5.2.1.- <u>Sobre Pseudodactyloqyrus anquillae</u>	363
5.2.2.- <u>Sobre Bothriocephalus claviceps</u>	374
5.3.- <u>DISCUSIÓN SOBRE NEMATODOS</u>	378
5.3.1.- <u>Sobre Pseudocapillaria tomentosa</u>	378
5.3.2.- <u>Sobre Paraquimperia tenerrima</u>	382
5.3.3.- <u>Sobre Spinitectus inermis</u>	388
5.4.- <u>DISCUSIÓN SOBRE ACANTOCÉFALOS</u>	396
5.4.1.- <u>Sobre Acanthocephalus clavula</u>	396
6.- <u>CONCLUSIONES</u>	401
7.- <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	405
8.- <u>FOTOGRAFÍAS</u>	463

INTRODUCCIÓN

1.- INTRODUCCIÓN

1.1.- JUSTIFICACIÓN DEL TRABAJO

El conocimiento de la parasitofauna de la Península Ibérica dista de ser completo en el momento actual, incluso en lo que se refiere a la *simple catalogación de especies*, a pesar de la atención concedida en los últimos años. Es indudable, entonces, la necesidad de continuar desarrollando estudios parasitofaunísticos y ecológicos sistematizados en los diferentes grupos zoológicos y en las distintas regiones peninsulares, ya que proporcionará datos muy interesantes, dadas las particularidades geográficas y las variadas características ecológicas de nuestro país.

Entre las especies de mayor importancia dentro de la fauna dulciacuícola española, y más desconocida en lo que a su parasitofauna se refiere, figura la anguila. Su interés rebasa el puramente zoológico, ya que es un pez muy apreciado desde el punto de vista gastronómico, lo que unido a su valor alimenticio como fuente de proteínas y a la posibilidad de su explotación industrial mediante la anguicultura, favorecen el auge creciente que está adquiriendo.

Actualmente la producción mundial de anguilas, incluyendo pesca y acuicultura, se estima que se encuentra cerca de las 100.000 Tm/año (Brusle, 1989), siendo la demanda de estos peces, en la década de los ochenta y en los países de la Comunidad Económica Europea, de 23.650 Tm/año y, según algunas previsiones, en breve ascenderá a 50.000 Tm/año (Belpaire, 1990).

En España, las piscifactorías de anguila, siguiendo la expansión acaecida en otros países de nuestro entorno, han experimentado un importante desarrollo, especialmente en la zona levantina. La singularidad de su ciclo biológico imposibilita la reproducción en cautividad, contrariamente a lo que ocurre con otros peces, procediéndose, entonces, al engorde de juveniles obtenidos del medio natural.

La introducción en las granjas de cría de estos ejemplares supone un gran riesgo, al incorporar la parasitofauna asociada. El papel de los parásitos como agentes patógenos para sus hospedadores se tiende generalmente a minimizar, pero su importancia en el proceso productivo es indudable, particularmente en las condiciones en que éste se desarrolla.

Es bien conocido, que las infecciones o infestaciones parasitarias en los peces aumentan cuando se mantienen artificialmente, ya que se perturba, por numerosos factores, el equilibrio hospedador-parásito del medio natural. Por ejemplo, la elevada densidad provoca un aumento de las poblaciones de parásitos que raramente se observa en condiciones naturales (Bauer *et al.*, 1981). Como consecuencia, las pérdidas debidas a epizootias de etiología parasitaria, aunque difíciles de evaluar, se estiman entre el 10% y el 20% para numerosos países, o incluso más en ciertos casos (Bauer *et al.*, 1981).

En estas circunstancias, el desarrollo de conocimientos respecto a la parasitología de la anguila ha suscitado un enorme interés en los últimos años, que se ha traducido en un alto número de trabajos y publicaciones, tanto en el marco de la investigación básica, como en los campos de la profilaxis y la terapéutica, que se verán a lo largo de esta memoria. En cambio, los estudios realizados en España son escasos, reducidos a determinados grupos zoológicos y solamente referidos a la zona levantina y andaluza.

La ausencia de un conocimiento completo en España al respecto, unido a la enorme importancia de la anguila desde el punto de vista económico, nos indujo a emprender este proyecto del que ahora presentamos su resultados.

1.2.- OBJETIVOS

El presente trabajo tiene como objeto el estudio de la parasitofauna de la anguila, consistente en el aislamiento, identificación y descripción de las especies de parásitos, con las aportaciones nuevas para nuestra fauna que ello suponga; determinación de los niveles de parasitación y un análisis de los aspectos ecológicos en relación con el hospedador (distribución intraórganica y dinámica estacional de las poblaciones) y en relación con el medio ambiente. Finalmente, y como conclusión del trabajo, pretendemos discutir globalmente los resultados que, mediante la integración de todos los datos obtenidos, permita un mejor conocimiento de las parasitocenosis de las anguilas de la cuenca del río Esva.

Tenemos conciencia de que numerosos asuntos no han sido tratados con la profundidad que nosotros mismos hubieramos deseado, pero tampoco podemos desdeñar las dificultades que hemos encontrado a la hora de conocer los mecanismos que estructuran las comunidades parasitarias en un hospedador proveniente de poblaciones salvajes.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1.- DESCRIPCIÓN DEL ÁREA GEOGRÁFICA DE DISTRIBUCIÓN DE LOS HOSPEDADORES

2.1.1.- Características generales de la cuenca del Norte de España

La cuenca Norte de España incluye todos los ríos de la cornisa Cantábrica desde los Pirineos hasta el río Navia inclusive. Es decir, corresponde a la cuenca Norte según la clasificación del MOPU, con excepción de los ríos gallegos comprendidos entre el Eo y la frontera portuguesa. Esta división, aunque en principio parece ser arbitraria, está ampliamente justificada por la ictiofauna presente. Los ríos gallegos al oeste del Navia presentan una fauna compuesta por especies comunes a los de la cuenca del Duero, mientras que los ríos cantábricos tienen una fauna similar a la de los ríos de la cuenca del Ebro (Doadrio, 1988).

Con una extensión cercana a los 20.000 km² está formada por ríos de pequeña longitud entre 30 y 80 km (Arenillas & Saenz, 1987) debido a la proximidad con el mar de la Cordillera Cantábrica. Son ríos caudalosos, de corriente rápida y agua clara y fría, apropiados para los salmónidos.

Se pueden distinguir en la cuenca dos áreas bien diferenciadas: la occidental que se extiende desde el río Navia hasta el río Miera, en la que no aparecen ciprínidos, si exceptuamos el piscardio, *Phoxinix phoxinus*, y la oriental con una mayor riqueza de especies (Doadrio *et al.*, 1991).

Los salmónidos se distribuyen por toda la cuenca, destacando la presencia del salmón, *Salmo salar*, cuyo área de distribución y su abundancia se han visto reducidas a lo largo del tiempo. Las especies migradoras como el sábalo, *Alosa alosa*, y la lamprea marina, *Petromyzon marinus*, se distribuyen irregularmente en la cuenca. Los ciprínidos y homaloptéridos se localizan desde el río Bidasoa hasta el río Asón. Es de destacar que en la cuenca del Bidasoa se encuentra la única población española conocida de lamprea de arroyo, *Lampetra planeri*, (Alvarez & Doadrio, 1986) y una de las pocas de cavilat, *Cottus gobio*, (Doadrio & Alvarez, 1982), especie considerada en peligro de extinción.

El espinoso, *Gasterosteus aculeatus*, y la anguila, *Anguilla anguilla*, especies catalogadas como vulnerables en toda la península ibérica (ICONA, 1986), son abundantes

en la Cordillera Cantábrica, aunque el espinoso sólo aparezca en pequeños enclaves (Doadrio *et al.*, 1991).

2.1.2.- Descripción de la cuenca del río Esva

2.1.2.1.- Introducción

La cuenca del río Esva se encuentra situada en el Principado de Asturias, en el término municipal de Lueca, y está comprendida entre las coordenadas geográficas 6° 33' y 6° 16' de longitud Oeste y 43° 36' y 43° 20' de latitud Norte.

El río Esva toma su nombre después de unirse los ríos Barcena y Navelgas, en las inmediaciones de Eze de Calleras. A partir del entronque se adentra en el Concejo de Valdés y recoge las aguas del río La Viella en San Pedro de Paredes. Su tributario más importante es el Llorín, que toma su nombre en el pueblo de Castañedo tras la reunión de tres ríos: El Castañedo, el Brañalonga y el Lavio. El Llorín se une al Esva por el Este a 11 km de la desembocadura, después de recibir las aguas del río Muñás. Más abajo el Mallene se une con el Esva a 4 km de la costa. El Esva desemboca en la playa de Cueva, en el mar Cantábrico.

El lecho de la cuenca es de sustrato silíceo y su fondo es una combinación de grava (50%), piedra (30%), arena-pedregosa (10%) y roca (10%) (Lobón-Cerviá & Carrascal, 1992).

2.1.2.2.- Climatología

La zona donde se encuentra la cuenca presenta, debido a la accidentabilidad a la que se ve sometida, la influencia de varios tipos de clima, si bien predominan los climas Marítimo y Mediterráneo marítimo fresco. Los valores medios de sus variables climáticas son las siguientes, según el Mapa de Cultivos y Aprovechamientos del MAPA:

- Temperatura media anual 11 a 14 °C
- Temperatura media mes más frío 5 a 9 °C
- Temperatura media mes más cálido 17 a 20 °C
- Duración media del periodo de heladas 4 a 6 meses
- Precipitación media anual 1.000 a 1.400 mm
- Duración media del periodo más seco 0 a 2 meses
- Precipitación de invierno 35%
- Precipitación de primavera 24%

- Precipitación de otoño 29%

En cuanto al régimen de humedad oscila entre Mediterráneo húmedo (existencia de un periodo seco) y Húmedo. En estas condiciones son posibles los siguiente cultivos: trigo, patata, guisante, trébol, manzano, judía y maíz. Son climas favorables para pastos y forrajes.

2.1.2.3.- Fisiografía, geología, litología y edafología

En cuanto al relieve, podemos considerar una faja a lo largo del litoral, que en su parte más ancha no alcanza los 5 km, compuesta de mesetas y altiplancies con pendientes ligeras y escorrentía media, y con algunas localizaciones de relieve llano o cóncavo, donde la escorrentía es lenta o nula. Al sur de esta faja los terrenos son de pendientes pronunciadas y escarpadas, con distribución irregular, y correspondiéndose con esta zona más meridional, la rocosidad y pedregosidad es más abundante. Las cotas varían entre 0 y 1.000 m, alcanzándose la cota máxima a los 1.046 m en la sierra de Tineo.

Geológicamente los terrenos de la zona de la cuenca del Esva pertenecen principalmente a la era Paleozoica, con excepción de una estrecha franja costera y la vega del río Esva que son formaciones cuaternarias, pero descansando sobre prolongaciones de la Paleozoica.

La mayor parte de los terrenos de la cuenca pertenecen al período Silúrico-Cotlandiense formado por pizarras, aunque existe una franja desde Ferreras de Paredes hasta Ovienes formada por terrenos del periodo Silúrico-Ordovicense, constituida por cuarcitas. Además, podemos reseñar otras dos franjas, situadas una en los alrededores de Trevías y otra desde el Fondal hasta Francos, con terrenos del período Cámbrico, también constituidas por cuarcitas.

La generalidad de los horizontes de estos suelos de la zona presentan texturas franco arenosas, francas y franco-limosas con predominio de la última. El pH es medianamente ácido, entre 5 y 6. La coloración es típica de los suelos pardo-forestales, podsólicos pardos y podsoles, aunque en la zona costera se encuentran complejos con litosol.

2.1.2.4.- Vegetación

La vegetación típica tiene características oceánicas con la presencia de praderas y superficies arboladas, con o sin matorral asociado. La especies que componen las masas

forestales son en unos casos autóctonas (roble, aliso, abedul, etc.), y en otros introducidas, como ocurre con las coníferas y con el eucalipto, siendo espontáneas o procedentes de repoblaciones artificiales mediante siembra o plantación.

Las coníferas que aparecen lo hacen en masas regulares o semirregulares. Las especies que predominan son el pino negral, pino insignie, pino silvestre y picea. Las frondosas son de origen espontáneo y se localizan en vaguadas y zonas umbrosas de forma irregular. Como frondosas nos encontramos el roble, haya o castaño.

El cauce de los ríos de la cuenca discurren a través de praderíos alternados con vegetación de ribera compuesta por matorral sin arbolado, donde los brezos, tojos, ericas y helechos predominan en su mayor parte. También podemos encontrar arbolado de ribera compuesto por abedules, alisos, avellanos, fresnos y chopos.

2.1.2.5.- Hidrografía

Son varios los autores que han tratado de dividir los ríos, desde su nacimiento hasta su desembocadura, en distintas zonas fluviales. Para ello han utilizado criterios basados en las características del relieve de la zona atravesada, flora, fauna de invertebrados, temperatura del agua, oxigenación etc., pero, la mayoría de las clasificaciones se fundan en el reparto de la fauna ictiológica a lo largo del río.

En este sentido vamos a citar los trabajos más interesantes. Carpenter (1929) diferencia cuatro zonas del río basándose en la distribución de ciertos peces y en criterios geográficos. Huet (1946, 1949, 1954) estableció para Europa occidental un sistema similar, según el cual las aguas corrientes de igual anchura, profundidad y pendiente tienen caracteres biológicos análogos. Este esquema propone cuatro zonas: zona de trucha, zona de timalo, zona de barbo y zona de la brema. Posteriores estudios sobre la biocenosis bénticas, como son los trabajos de Illies (1953), Schmitz (1957) e Illies & Botozaneanu (1963), distinguieron tres grandes ecosistemas en los ríos: crenon, ritron y potamon, correspondiendo los dos primeros a la región salmonícola (zonas de trucha y timalo) y el potamon a la región ciprinícola (zonas de barbo y brema).

Por lo que se refiere a los ríos españoles, no tenemos datos de ningún intento de división en zonas basado en la distribución de las especies piscícolas, aunque, se ha adaptado el esquema de Huet (1946, 1949, 1954) a las características de nuestros ríos (Álvarez-Pellitero, 1979; Pereña, 1979, 1980; González, 1984).

Para la cuenca del río Esva podemos aceptar una división fundamentada en nuestras propias observaciones, basadas principalmente en datos del relieve obtenidos a partir de los mapas de escala 1:50.000 del Servicio Geográfico Cartográfico del Ejército. Hemos dividido la cuenca en cuatro zonas fluviales: zona de montaña, zona de submontaña, zona de tierras bajas y zona de estuario.

Doadrio *et al.* (1991) realiza un estudio del tramo que va desde la confluencia del Esva con el Navelgas hasta el puente de Canero, cerca de la desembocadura, con una longitud de 27 km. En este estudio clasifica el río como salmonícola, ya que presenta las dos especies típicas de salmónidos: el salmón, *Salmo salar*, y la trucha, *Salmo trutta*. Además de los dos salmónidos aparecen la anguila, *Anguilla anguilla*, y el piscardio, *Phoxinus phoxinus*.

Los datos oficiales de los parámetros químicos del agua en este tramo indican que los valores de oxígeno están por debajo de lo permitido por la Directiva, mientras que los nitritos, amonios y materias en suspensión los superan. Por otro lado, hay cierto peligro de erosión debido a la presencia de bosques de eucaliptos.

2.2.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DEL HOSPEDADOR

2.2.1.- Familia Anguillidae

2.2.1.1.- Encuadre taxonómico

La clasificación de la gran variedad de los peces actuales ha sido objeto de numerosos trabajos de taxonomistas y sistemáticos como por ejemplo Berg (1940), Rass & Lindberg (1971) o Nelson (1976, 1984), por citar los más recientes. En este encuadre sistemático he adoptado una clasificación moderna que es aceptada por los ictiólogos P. H. Greenwood, D. E. Rosen, S. H. Weitzman y G. S. Myers del Museo Americano de Historia Natural (Rojo, 1988).

Phylum	VERTEBRATA
Subphylum	CRANIATA
Serie	PISCES
Superclase	GNATHOSTOMATA
Clase	OSTEICHTHYES
Subclase	ACTINOPTERIGII
Infracase	TELEOSTEI
Superorden	ELOPOMORPHA
Orden	ANGUILLIFORMES
Suborden	ANGUILLOIDEI
Familia	ANGUILLIDAE

2.2.1.2.- Generalidades sobre los anguilidos

El orden Anguilliformes agrupa a dos subórdenes, el de los Anguiloides y el de los Saccofaringoides, con unas 23 familias y 230 géneros. Dentro del orden todas las especies son marinas, a excepción de los géneros *Phisoodonophis* y *Anguilla*. La mayoría de los Anguilliformes frecuentan la aguas tropicales y subtropicales, especialmente las del océano Pacífico del archipiélago indomalayo y de las costas americanas. Las escasas especies que se han aventurado por aguas más frías pueblan por lo general las capas más profundas, donde reinan unas condiciones ambientales sensiblemente uniformes en todas las latitudes. Constituyen una excepción a este respecto los géneros *Anguilla* y *Conger*, que viven en las aguas superficiales de la zona boreal.

El suborden Saccofaringoidei se reconoce fácilmente por la forma particular de los maxilares, que determinan una abertura bucal muy ancha, y por la faringe, voluminosa y enormemente dilatada.

El suborden Anguilloidei se caracteriza por agrupar a peces con un cuerpo serpentiforme, habitualmente orlado por una dorsal y una anal alargadas y continuadas por una caudal en una sola banda, aunque en ocasiones estas aletas no suelen presentarse. Sin pélvicas, de ahí el antiguo nombre de ápodos, y a veces sin pectorales. Sin aguijones en las aletas. Radios simples, pero sin radios espinosos en las aletas. Premaxilares con mestmoides y paretmoides, este último unido al vomer. Falta de opistótico, basisfenoides, mesocoracoides y a menudo también de palatopterigoideo. Cintura escapular no unida a la cabeza. Vertebras muy numerosas (hasta 260). Reducción o desaparición de la escotadura. Vesícula gaseosa provista de un canal neumático funcional. Estómago en forma de saco, sin apéndices pilóricos casi siempre. Los jóvenes nacen en forma de larvas foliformes, leptocéfalos, de cuerpo aplanado, en forma de cinta, traslúcido y sufren una o más metamorfosis hasta alcanzar la forma adulta.

La familia Anguillidae es una de las numerosas familias dentro del suborden Anguilloidei, diferenciándose del resto de familias por presentar unos maxilares más o menos alargados, pero no estirados en un pico largo, pectorales normales o reducidas pero siempre presentes, boca muy hendida, la comisura más posterior que el borde anterior del ojo, abertura del orificio nasal sobre el hocico, por encima del labio superior, y origen de la dorsal mucho más atrás que las pectorales (Bauchot & Pras, 1987).

Berg, en 1949, hizo la siguiente diagnosis de la familia:

"Cuerpo elongado, en forma de serpiente. Aletas dorsales y anales confluyen en una aleta caudal rudimentaria. Presenta aletas pectorales, aunque las anales han desaparecido. Cuerpo cubierto de pequeñas escamas. Línea lateral bien desarrollada. Ano alejado de la cabeza. Boca terminal; mandíbulas no elongadas. Dientes pequeños setiformes o pectinados, en numerosas series dispuestas sobre la mandíbula y vómer. Dientes diminutos sobre las placas faríngeas, formando un parche sobre la placa faríngea superior. Branquias abiertas al exterior por dos hendiduras de posición laterovertical y bien separadas una de la otra. Lengua presente. Labios finos. Hueso frontal par. Palatopterigoideo bien desarrollado. Premaxilares no se desarrollan como diferente elemento en el adulto. Faja pectoral con 7 a 9 elementos radiales (por encima de 11 en los jóvenes). Vertebras caudales sin proceso transversal."

2.2.1.3.- El género *Anguilla* Shaw, 1803

Todas las anguilas pertenecen al género *Anguilla*, único género de la familia, el cual comprende 16 especies, tres de las cuales están a su vez clasificadas en dos subespecies (Lozano Cabo, 1983). En consecuencia, hemos considerado interesante proporcionar en las Tabla I la lista completa, precisando para cada especie los límites de su zona de distribución, así como el valor medio del número de vertebras, rasgo anatómico que figura entre los más importantes en la identificación de las diferentes especies. Hay que añadir a todo lo que se ha comentado con anterioridad dos características externas que pueden comprobarse de inmediato: la coloración cutánea y el desarrollo de la aleta dorsal.

Los criterios utilizados para la clasificación de las diferentes especies son varios y dependen del autor consultado. Ege (1939) agrupa las anguilas con arreglo a la proporción de la longitud total ocupada por la distancia entre el ano y el nacimiento de la aleta dorsal. Con este criterio define dos grupos:

- Anguilas de aleta larga: Aquí agrupa aquellas en que la distancia entre el ano y el origen de la aleta dorsal representa entre el 7% y 17% de la longitud total. Dentro de este grupo se encuentran la mayoría de las especies (14).
- Anguilas de aleta corta: Sólo dos especies pertenecen a este grupo, en donde la distancia indicada es del 0% a 5% de la longitud total.

Matsui (1977) distingue dos grupos diferentes en base a caracteres morfológicos de la cabeza:

- Anguilas de cabeza fina: Presentan una cabeza estrecha y bastante afilada, con labios finos.
- Anguilas de cabeza ancha: Muestran una cabeza ancha y algo rechoncha, con labios gruesos.

Otros aspectos morfológicos utilizados en la diferenciación de especies son el número de vertebras, el número de radios branquiales, el número de dientes, el color y el tamaño. El número de vertebras oscila entre 100 y 119, según la especie, aunque es muy variable dentro de la misma especie por el área de distribución, de forma que, cuanto mayor es la latitud a la que viven tanto mayor es el número de vertebras.

TABLA I

ALGUNAS CARACTERÍSTICAS Y DISTRIBUCIÓN DE *Anguilla* spp. (I)

ESPECIE Y NOMBRE COMÚN	COLORACIÓN	ALETA DORSAL	Nº DE VERTEBRAS	DISTRIBUCIÓN
<i>A. anguilla</i> (Anguila europea)	Uniforme	Larga	114,7	Atlántico Norte: Europa y Norte de África
<i>A. rostrata</i> (Anguila americana)	Uniforme	Larga	107,2	Atlántico Norte: Sur de Groenlandia y América
<i>A. japonica</i> (Anguila japonesa)	Uniforme	Larga	115,8	Pacífico Norte y Este: Japón y China
<i>A. nebulosa nebulosa</i>	Abigarrada	Larga	109,1	Índico Norte: Sri Lanka, Birmania e Islas Andamán
<i>A. nebulosa labiata</i>	Abigarrada	Larga	111,3	Índico: desde Kenia a la zona del Cabo
<i>A. bicolor bicolor</i>	Uniforme	Corta	104,0	Índico: India, Birmania, zona de Madagascar, Indonesia y Australia
<i>A. bicolor pacifica</i>	Uniforme	Corta	107,1	Pacífico e Índico: Célebes, Nueva Guinea e India oriental
<i>A. mossambica</i>	Uniforme	Larga	102,9	Índico: costas de África oriental
<i>A. marmorata</i>	Abigarrada	Larga	105,6	Pacífico e Índico: al Oeste: Madagascar e Islas Menores. Port Elizabeth en el Sur de África. Al Este: desde las islas Samoa a las Marquesas. Al Norte: Formosa, Sur del Japón y Filipinas. Al Sur: Nueva Caledonia
<i>A. celebensis</i>	Abigarrada	Corta	103,4	Pacífico e Índico: Islas Filipinas, Molucas, de la Sonda y Nueva Guinea

TABLA I

ALGUNAS CARACTERÍSTICAS Y DISTRIBUCIÓN DE *Anguilla* spp. (y II)

ESPECIE NOMBRE COMÚN	COLORACIÓN	ALETA DORSAL	Nº DE VERTEBRAS	DISTRIBUCIÓN
<i>A. ancestralis</i>	Abigarrada	Larga	101,3	Pacífico e Índico: Norte de las Islas Célebes
<i>A. borneensis</i>	Uniforme	Larga	105,5	Pacífico e Índico: Isla de Borneo
<i>A. interioris</i>	Abigarrada	Larga	105,4	Pacífico e Índico: Nueva Guinea
<i>A. obscura</i>	Uniforme	Corta	104,0	Pacífico e Índico: al Norte: Islas Molucas. Al Nordeste de Australia: Nueva Caledonia, Fidji y Samoa. Al Sudeste: islas de la Sociedad e islas Cook
<i>A. megastoma</i>	Abigarrada	Larga	112,3	Pacífico: Al Nordeste: hasta las islas Salomón y de allí, en dirección Sudeste, más allá de las Nuevas Hébridas, Nueva Caledonia, islas Fidji y Samoa hasta la isla Pitcairn, en el Pacífico Sur
<i>A. reinhardtii</i>	Abigarrada	Larga	107,8	Pacífico: costas orientales de Australia
<i>A. australis australis</i>	Uniforme	Corta	112,6	Pacífico: Australia Sudoriental, desde el cabo Byron, en la costa oriental, hasta Warrnambool en la Sudoriental. Tasmania
<i>A. australis schmidtii</i>	Uniforme	Corta	111,7	Pacífico: Nueva Zelanda, islas Norfolk, Nueva Caledonia, islas Chatham e islas Auckland
<i>A. dieffenbachii</i>	Uniforme	Larga	112,7	Pacífico: Nueva Zelanda, islas Chatham y Auckland

Ege (1939) incluye en una clave específica a la anguila europea en el grupo de anguilas en las que la longitud de la banda de dientes intermaxilares-vomerianos, medida en la zona media, es igual o mayor que la anchura de la banda maxilar. Asimismo, en este estudio indica para *Anguilla anguilla* las siguientes características y valores morfométricos :

- Alcanza los 125 cm de longitud y los 6 kg de peso.
- No presenta manchas en la piel, la distancia entre el ano y el nacimiento de la aleta dorsal representa el 11,2% de la longitud total, la longitud de la boca es el 32-36% de la longitud de la cabeza.
- Las filas de dientes maxilares no tienen crestas longitudinales.
- La longitud media entre la cabeza y el ano representa un 30,1-30,2% de la longitud total y el número medio de vertebras es de 114,7.

Por último indicar algunos trabajos realizados que plantean la existencia de una sólo especie en el Atlántico. Según Tucker (1959, 1960) las anguilas europeas serían incapaces de obtener la energía necesaria para alcanzar las áreas de puesta y, en consecuencia, las anguilas que llegan a Europa provendrían de una parte de la población de anguilas americanas. Es decir, no habría dos especies en sentido estricto, sino dos ecotipos de la misma especie.

Otros estudios genéticos y moleculares no simplifican el problema como es el caso que plantea sobre enzimas Pantelouris *et al.* (1970). Bajo la hipótesis de una sólo especie, las anguilas europeas serían las descendientes bien de individuos americanos (hipótesis de Tucker) o bien de anguilas de ambos lados del Atlántico. Bajo la hipótesis de dos especies, las anguilas europeas podrían constituir una población panmíctica o un conjunto de varias poblaciones más o menos diferentes.

2.2.1.4.- *Anguilla anguilla* L., 1758

Sinonimia

Yarrell (1836) reconoció como sinónimos de *Anguilla acutirostris* Risso, 1826 a *Muraena anguilla* L., 1758 y *Anguilla vulgaris* Shaw, 1803, aunque más tarde en 1849 indicó como sinónimos de *Anguilla latirostris* Risso, 1826 a *Anguilla cloacina* Bonaparte, 1846 y *Anguilla platyrhynchus* Costa, ?.

Kröyer (1853) recogen como sinónimos de *Anguilla migratoria* Kröyer, 1846-49 a *Muraena oxyrhyna* Ekström, 1835 y *Anguilla acutirostris*.

Heckel & Kner (1859) establecen como sinónimos de *Anguilla fluviatilis* Anelijn, 1828 a *Anguilla latirostris* y *Anguilla acutirostris*.

De *Anguilla vulgaris*, numerosos autores han recogido en sus trabajos los nombres sinónimos. Von Siebold (1863) citó a *Anguilla fluviatilis*, *Anguilla mediorostris* Risso, 1826 y *Anguilla migratoria*. Van Bemmelen (1866) indica a *Muraena platyrhina* Ekström, 1835. A Günther (1870) se deben *Anguilla canariensis* Valenciennes, 1836-44, *Anguilla callensis* Guichenot, 1850, *Anguilla cuvieri* Kaup, 1856, *Anguilla bibronii* Kaup, 1856, *Anguilla savigni* Kaup, 1856, *Anguilla morena* Kaup, 1856, *Anguilla marginata* Kaup, 1856, *Anguilla microptera* Kaup, 1856, *Anguilla altirostris* Kaup, 1856, *Anguilla platycephala* Kaup, 1856, *Anguilla aegyptiaca* Kaup, 1856 y *Anguilla hibernica* Couch, 1865. Day (1884) aporta *Anguilla anguilla* Swainson, 1839 y *Anguilla linnei* Malm, 1877. Moreau (1881) dio cuenta de *Anguilla oxycephala* de la Pylais, 1839. Fries *et al.* (1895) a *Anguilla kieneri* Kaup, 1856. Grassi & Calandruccio (1897a, b) a *Leptocephalus brevisrostris*, y por último Schmidt (1914) a *Anguilla septembrina* Kaup, 1856, *Anguilla oblongorostris* Blanchard, 1880 y *Anguilla eurystoma* Heckel & Kner, 1858.

Tucker, en 1959, cita a *Anguilla rostrata* como sinónimo de *Anguilla anguilla*.

Deelder (1970) en una sinopsis sobre datos biológicos de la anguila europea para la E.I.F.A.C. (European Inland Fisheries Advisory Commission) recoge únicamente como sinónimo válido de *Anguilla anguilla* a *Muraena anguilla* L., 1758.

Morfología

Doadrio *et al.*, en 1991, describen a la anguila europea de la siguiente forma:

"Se caracteriza externamente por la forma del cuerpo muy alargado y cilíndrico a excepción de la parte posterior que está comprimida lateralmente. No presenta aletas pelvianas, sin embargo las pectorales están bien desarrolladas. La aleta dorsal, caudal y anal forman una sola aleta continua que se inicia cerca de la cabeza. Piel recubierta de mucosa con pequeñas escamas alargadas hendidas en la piel. Coloración variable, ya que el dorso puede ofrecer tonalidades negruzcas, verdosas o amarillentas, mientras que la zona ventral es blanquecina o amarillenta. Según se acerca la fase madura toma unas tonalidades plateadas. Presentan una mandíbula inferior prominente con respecto a la superior. Ambas mandíbulas, así como el vómer están provistos de dientes finos. Poseen pequeñas aberturas branquiales, situadas bajo la aleta pectoral. Ojos pequeños y redondos que se hipertrofian al madurar sexualmente".

Biología

La anguila europea despertó desde la antigüedad el interés de los naturalistas, quienes manifestaron cosas curiosísimas con respecto a su manera de reproducirse. El padre de la zoología, Aristóteles, creía que las anguillas nacían en las entrañas de la tierra, mientras que Plinio decía que las crías eran jirones del cuerpo de los adultos, formados al chocar éstos contra las rocas. Hubo quien atribuía el nacimiento de este pez al rocío de mayo o a la transformación de las crines de caballo que caían al agua. En 1862 todavía había quien creía que el progenitor de la anguila era un coleóptero.

Las primeras investigaciones realizadas respecto al ciclo biológico de la anguila fueron sobre la especie europea. Grassi & Calandruccio (1897a) denominaron leptocéfalos a unos peculiares peces transparentes y en forma de hoja, que habían capturado en el mar cerca de Messina. Con asombro comprobaron que estos peces cambiaban de forma al cabo de unos meses, transformándose en angulas. Así llegaron a la conclusión de que las anguillas se criaban en el mar y de que los leptocéfalos eran las formas larvarias de esta especie. En base a estos descubrimientos, Grassi & Calandruccio (1897b), sugirieron que el lugar de desove de las anguillas estaba situado en el Mediterráneo, en las proximidades de Messina.

Las migraciones de la anguila europea serían posteriormente esclarecidas por el biólogo danés Johannes Schmidt, que en 1904 y mientras recogía muestras de plancton en el Atlántico para obtener huevos de bacalao, encontró un leptocéfalo de anguila a la altura de las islas Feroes. Durante 25 años Schmidt se dedicó a buscar larvas a través del Atlántico y concluyendo, a la vista de los lugares donde detectó los leptocéfalos más pequeños, que el área central del Atlántico conocida como mar de los Sargazos es la zona de desove de la anguila europea (Schmidt, 1912). En el Mapa I se señala la distribución de los leptocéfalos y la zona de desove según Schmidt (1922). Los números indican la longitud en mm de los leptocéfalos.

La migración de regreso de la anguila europea al única área de puesta conocida, desde regiones tan distantes como el Báltico, Francia o incluso Egipto es un misterio. Schmidt dedujo que las anguillas desovaban en zonas de salinidad elevada. Una vez que se alejan de la plataforma continental probablemente se guían hacia zonas de salinidad creciente. Desde Europa hasta el mar de los Sargazos la distancia a recorrer es de unos 6.500 km. Las anguillas deben viajar contra corriente de 7 km/día y pueden alcanzar una velocidad de 20 km/día. Según estos datos tardarían un año y medio en llegar, de tal forma que saliendo en otoño de Europa, llegarían en febrero del segundo año al lugar de desove, que es exactamente lo que ocurre (Usui, 1978).

Según Usui (1978), el desove de la anguila europea, que es anual, tiene lugar en febrero y ocurre a 400 m de profundidad, a 17 °C de temperatura y entre aguas, no sobre el fondo. Cada hembra pone de 7 a 13 millones de huevos que ascienden a la superficie y eclosionan al cabo de 24 horas, naciendo larvas de unos 5 mm de longitud. Muy posiblemente los adultos mueran después de reproducirse, ya que no se han detectado nunca ejemplares que regresen al río.

Las larvas toman forma de leptocéfalos y son arrastradas desde la zona de puesta hasta Europa por la corriente del golfo. Este estadio inicial, con una característica forma de cinta, es peculiar del orden, aunque compartido con los Saccofaringoides y los Notacantiformes. El cuerpo de un leptocéfalo posee una cabeza minúscula con una boca dotada de dientes largos y finos, inclinados hacia delante, extremadamente aptos para la captura de invertebrados planctónicos; el lomo y parte del vientre están bordeados de una larga aleta, mientras que el cuerpo está recorrido longitudinalmente por el notocordio y la médula espinal, que más adelante quedarán rodeados por las vertebrae. Transcurridos 22 meses alcanzan la plataforma continental europea en noviembre y, transformados en angulas y siguiendo una conducta genéticamente heredada, asciende por los ríos (Tesch, 1977). La metamorfosis que conduce a la angula, que es una prefiguración de las características esenciales del adulto, va acompañada de importantes modificaciones anatómicas: paso de la forma de cinta a una serpentiforme; sustitución de los dientes larvarios por los propios del adulto; pérdida progresiva de la transparencia como consecuencia de la disminución del contenido en agua y la difusión de los cromatóforos y recomposición de los órganos internos (Lámina I).

La llegada a las diferentes zonas del litoral europeo depende de la temperatura del agua y de la Corriente del Golfo. En los ríos de Irlanda, Gran Bretaña y Bélgica la llegada principal se produce en los meses de abril y mayo. Las angulas que entran en los ríos de estos países son muy pequeñas (3.500 individuos/kg). Más al sur, en las aguas francesas más templadas, la llegada comienza en febrero. Las angulas son más grandes (2.800 individuos/kg). En las costas de España y Portugal empiezan a entrar en enero e incluso en diciembre y el tamaño es incluso mayor (2.500 individuos/kg) (Usui, 1978).

Las angulas son casi transparentes en el mar, pero adquieren la coloración típica oscura cuando entran en los ríos (angulas de lomo negro). El color más característico, verde oscuro casi negro en el dorso y amarillento en el vientre, puede presentar distintas tonalidades dependiendo del habitat (Forrest, 1976).

Las angulas emigran remontando la corriente de los ríos y son capaces de superar multitud de obstáculos. A estas anguilas jóvenes que se alimentan activamente y suelen vivir en los ríos, lagunas, pantanos, lagos, etc., se les denomina pasturencas (Lozano Cabo, 1983).

Las anguilas pasturencas son de hábitos nocturnos. Se alimentan en los fondos de los ríos, especialmente durante la noche, ya que de día huyen de la luz y se refugian entre las piedras y entre la vegetación o se entierran en el fango. Las anguila de pequeño tamaño no tienen tanta aversión a la luz y suelen emigrar río arriba durante el día. Por lo general, la actividad de las anguilas disminuye cuando baja la temperatura del agua. A menos de 9 °C no se alimenta y cuando es menor de 5 °C permanecen en total inactividad. Durante los meses de invierno la mayor parte de las anguilas pasturencas están enterradas en el fango. Su temperatura óptima de crecimiento es de 25 °C. En verano se alimentan activamente y se producen migraciones de unas zonas a otras en función del alimento disponible (Forrest, 1976; Kafuku & Ikenoue, 1983).

Para estudiar la distribución y dinámica de poblaciones de anguilas Sorensen *et al.* (1983) han desarrollado una técnica de marcaje individual por criotatuaje que no presenta efectos perjudiciales para los peces y permite identificarlos durante al menos un año.

Después de un período de desarrollo en aguas continentales, las anguilas cambian de hábitos alimentarios y modifican su metabolismo. La coloración del dorso se vuelve más oscura y el vientre se observa plateado. Los ojos se hacen más grandes y destacados. A estas anguilas se las denomina mareas (Lozano Cabo, 1983) o plateadas. Las anguilas plateadas abandonan los ríos y retornan al mar de los Sargazos; en raras ocasiones se han pescado anguilas en mar abierto (Ernst, 1975). El tamaño, la edad y la época en que migran las anguilas nuevamente al mar varía según la especie. Usui (1978) recopiló varios datos sobre la migración de las anguilas plateadas. Para el caso que nos ocupa, la anguila europea y en una localidad de Irlanda del Norte, las hembras plateadas migran entre septiembre y octubre con 12 años de edad, 260 g de peso y 50 cm de longitud mientras que los machos lo hacen en agosto con 9 años, 120 g de peso y 40 cm de longitud.

Según Forrest (1976), la migración comienza al atardecer. La salida hacia el mar se produce únicamente en dos o tres noches en que todas las condiciones son favorables. Entre estas condiciones se pueden citar: la profundidad, la temperatura del agua, la fase lunar, la velocidad de la corriente, el caudal del río, el color del agua, las condiciones climáticas y la cercanía a la desembocadura (presencia de agua de mar) (Westin & Nyman, 1975; Westerberg, 1975).

MAPA I

DISTRIBUCIÓN DE LOS LEPTOCÉFALOS DE *Anguilla anguilla* Y ZONA DE DESOVE

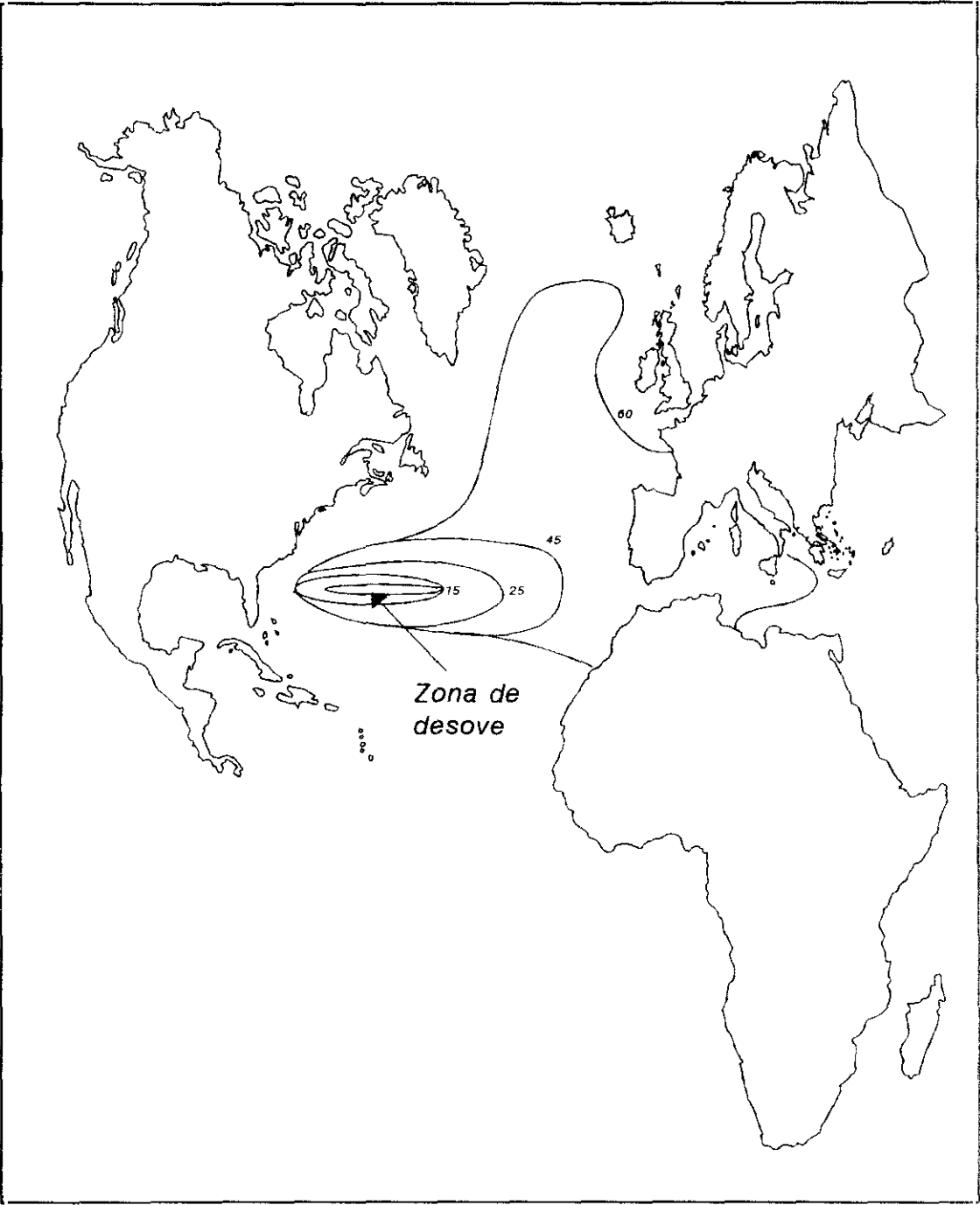
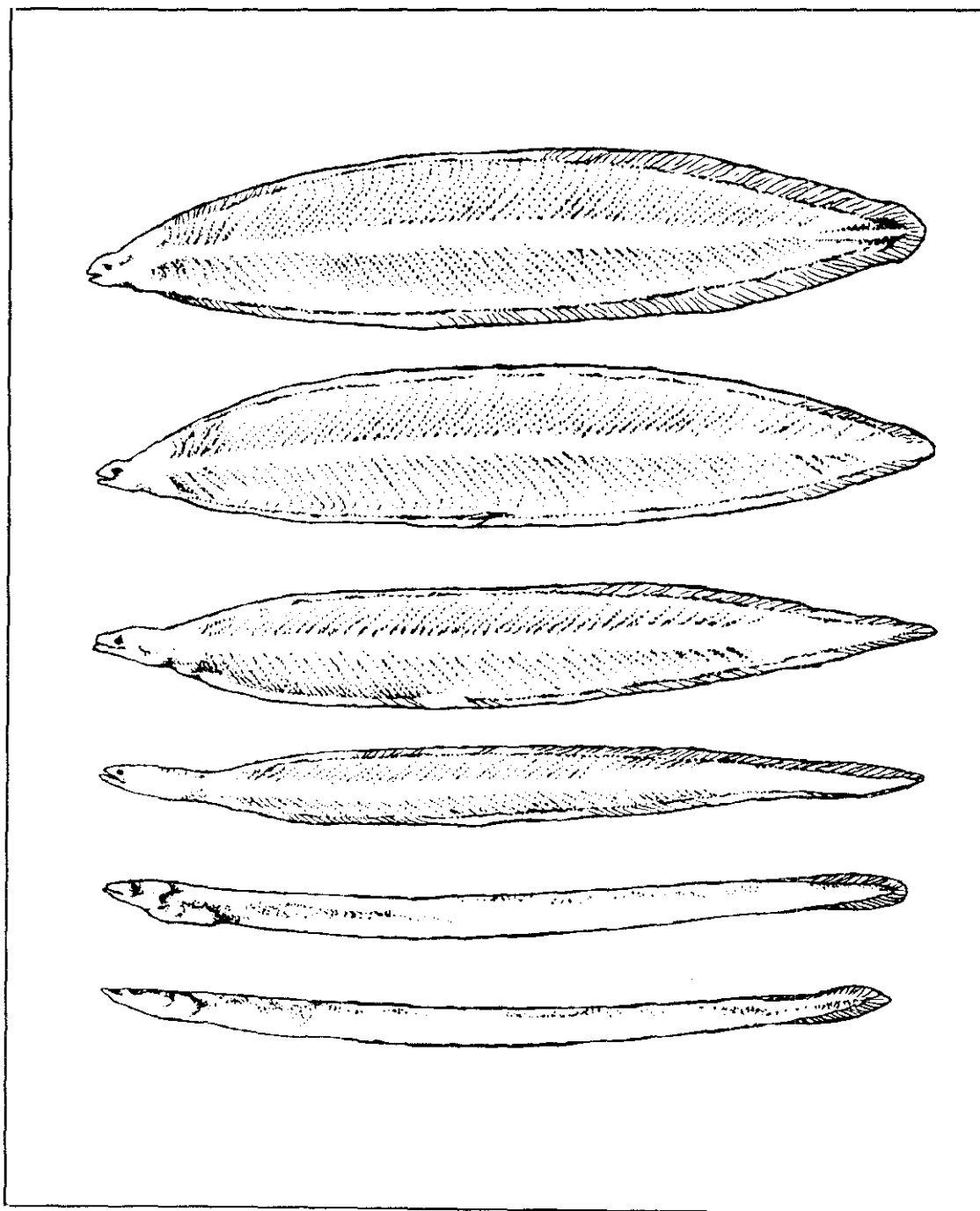


LÁMINA I

ESQUEMA DE LA METAMORFOSIS DE *Anguilla anguilla*



Mediante diversos experimentos de marcaje se ha medido la velocidad de migración de la anguila río abajo. La distancia mínima recorrida en un día está en torno a los 80 km, lo que supone una velocidad considerable, ya que sólo viajan durante la noche (Tesch, 1974).

Hay indicios de que las anguilas plateadas se desplazan por las capas superficiales del mar, pero son escasos los datos sobre las rutas que siguen y el comportamiento una vez que entran en el mar (Tesch, 1975).

La alimentación de las anguilas en el medio natural varía en función del tamaño del pez, la época del año y el hábitat en el que se encuentre. Según Moriarty (1979), en los estómagos de anguilas europeas de los ríos irlandeses pueden encontrarse gran cantidad de organismos de los que, la mayor parte, son peces.

En las anguilas de más de 60 cm es mucho menor la proporción de invertebrados, aunque ninguna se alimenta exclusivamente de peces. Muus & Dahlstrom (1981) indican que las anguilas europeas en aguas dulces se alimentan de pequeños peces, cangrejos de río, ranas, caracoles (*Limnaea*), larvas de insectos y huevos de otros peces.

La respiración es otro aspecto característico de las anguilas, ya que la ausencia de escamas grandes permiten a las anguilas respirar a través de la piel tan eficazmente como a través de las branquias. El porcentaje de respiración cutánea puede llegar a ser del 60%. Este detalle, junto con el pequeño tamaño de las aberturas branquiales, le permite soportar largos períodos fuera del agua, en tanto que su piel permanezca húmeda (Lozano Cabo, 1983). Es frecuente, también, que lleguen vivas al mercado y que atraviesen campos para salir de charcas aisladas en busca de cauces.

El crecimiento de la anguila en medio natural es muy irregular (Rossi & Colombo, 1979) y de carácter totalmente estacional. La diferenciación sexual no es aparente en individuos de menos de 20-30 g y de 15-20 cm (Descamps *et al.*, 1977). Para Matsui (1952) existe un estado intersexual en el que coexisten tejidos gonadales de ambos sexos en el mismo individuo. Kuhlmann (1976, 1979) estudio la influencia de la temperatura, la talla, el origen y la alimentación en la diferenciación sexual y en el crecimiento. Pudo comprobar que el crecimiento y la conversión del alimento variaban entre lotes de angulas procedentes de distintas zonas, siendo mayor las que venían del mar Mediterráneo que en las del mar del Norte.

La anguila, pez verdaderamente autónomo desde muchos puntos de vista, como hemos comprobado anteriormente, se caracteriza también por una marcada tendencia a

mantenerse, siempre que puede, en estrecho contacto con el sustrato y a ocupar todas las infractuosidades y cavidades disponibles. Pero hay más, si ofrecemos a un grupo de anguilas la posibilidad de disponer de otras tantas "madrigueras" individuales, podremos asistir a la concentración de dicho grupo en unos pocos de esos espacios, mientras que los restantes no son aprovechados. Cuando no dispone de ese tipo de cavidades, la anguila satisface la necesidad de sentir su cuerpo en contacto con una superficie sólida enterrándose en el fango del fondo, del que deja asomar únicamente la parte anterior del cuerpo. Parece demostrarse así que, en determinadas condiciones, puede excavar en el fondo verdaderas madrigueras, que se internan varios metros en el suelo y que terminan en una cavidad capaz para varios individuos. Se ha demostrado igualmente que la anguila puede vivir mucho tiempo en aguas subterráneas y desplazarse largas distancia a través de ellas. Esta comprobación ha podido hacerse, por ejemplo, en el río Timavo, en Italia, que después de correr por la superficie, se adentra en la tierra a unos 200-300 m de profundidad y, por espacio de unos 40 km, corre bajo tierra para aflorar después nuevamente a la superficie. Pues bien, antes del tramo subterráneo se soltaron unos cuantos centenares de anguilas marcadas que, al cabo de 40-188 días, reaparecieron allí donde el río volvía a aflorar, mostrando la coloración pálida típica de muchos animales de costumbres cavernícolas.

Distribución geográfica

De acuerdo con el trabajo de Matsui (1977), de las 16 especies descritas sólo dos se encuentran en el Atlántico, distribuyéndose el resto por el océano Índico y Pacífico. Las especies atlánticas, *A. anguilla* y *A. rostrata*, se encuentran sobre todo en Europa y América del Norte respectivamente. En el Pacífico hay 13 especies y en el Índico 6. De las especies propias del Pacífico, 10 se distribuyen por el hemisferio sur, 5 por el norte y 2 alrededor del ecuador.

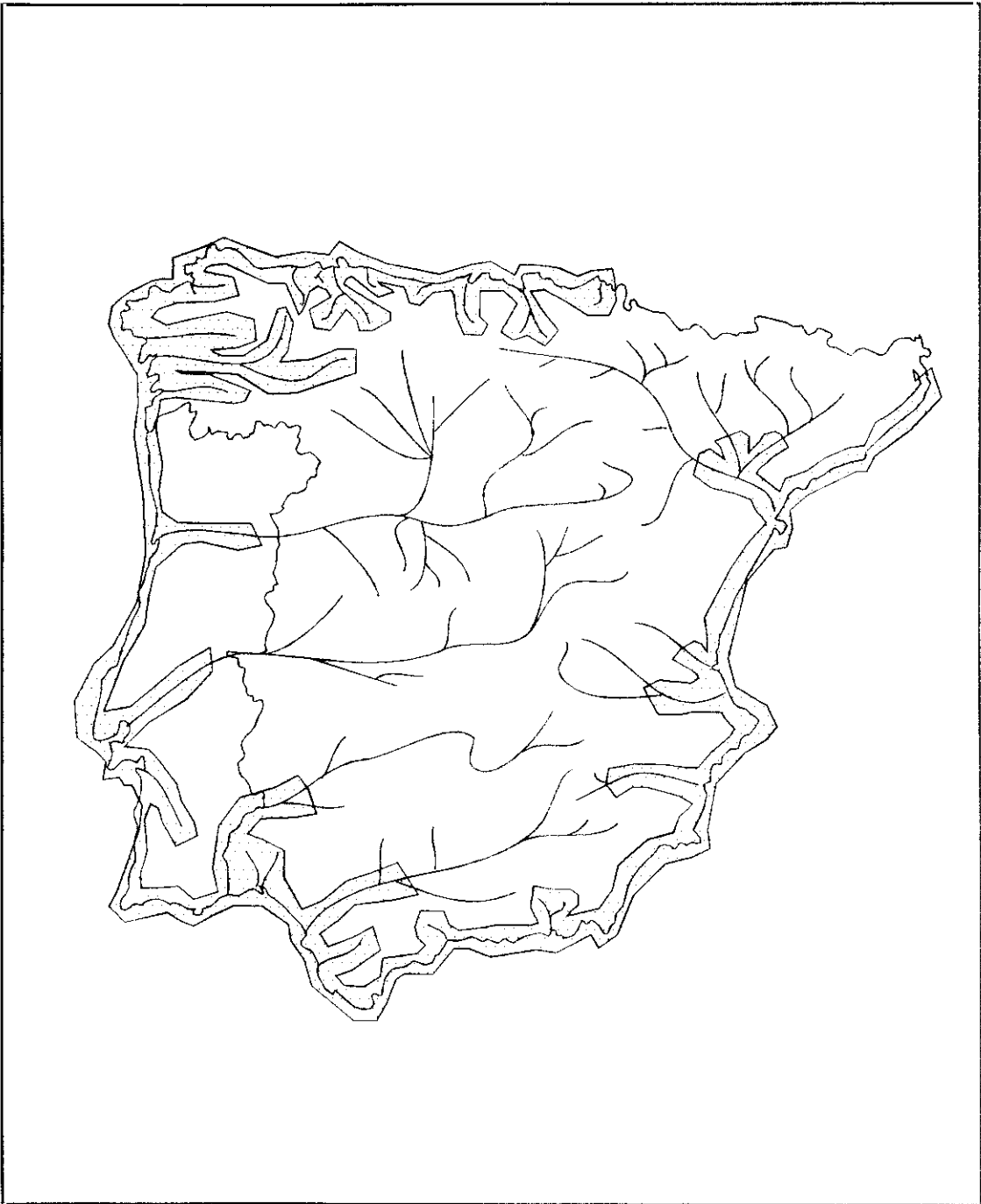
En el Atlántico las anguilas viven únicamente en el hemisferio norte, siendo el límite septentrional los 70° N.

En el Pacífico el límite meridional se encuentra a unos 50° S, cerca de las islas Auckland, al sur de Nueva Zelanda. Aquí las anguilas no llegan tan al norte, como en el Atlántico; el límite septentrional está a la altura del cabo Erimo, en la isla japonesa de Hokkaido.

Las anguilas de las zonas templadas son la japonesa *A. japonica*, la europea, *A. anguilla* y la americana *A. rostrata*, en el norte y las especies neozelandesas *A. dieffenbachii* y *A. australis schmidtii*, y la australiana *A. australis australis* en el sur.

MAPA II

DISTRIBUCIÓN IBÉRICA DE *Anguilla anguilla*



Las otras 11 especies están distribuidas por la zona tropical. Entre ellas la anguila Índica, *A. mossambica*, se encuentra en latitudes comprendidas entre 3° y 24° S y *A. marmorata* desde la costa oriental africana, 30° S, hasta los 35° N en el Pacífico.

La distribución horizontal es irregular, existiendo muchas áreas en las que no se encuentran anguilas. En el Atlántico se extienden entre las costas americanas y europeas sin discontinuidad, en el Pacífico las anguilas están concentradas en la zona occidental, quedando la costa oeste americana fuera del área de distribución de estas especies.

El límite oriental de distribución es distinto según el hemisferio. En el norte, está cerca de las islas Bonham, situadas en el archipiélago Marshall (169° 55' W y 23° 10' S). En el hemisferio sur llegan más hacia el este, hasta la isla Mangareva, del archipiélago Tuamotu, que está 134° 55' W y 23° 10' S.

En las costas occidentales de África, excepto en Marruecos y América, en la costa oriental de Sudamérica, desde Guayana hacia el sur, así como en toda la región meridional de Australia y en las aguas que rodean la península Arábiga no se han detectado, hasta el momento, individuos del género *Anguilla*.

En España antiguamente se distribuía por todo el país, hasta la construcción de las grandes presas en las arterias fluviales más importantes, que en la actualidad, impiden el acceso al interior de ambas mesetas y al valle del Ebro (García Jalón *et al.*, 1989). Mapa II.

2.3.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE LOS PROTOZOOS

Siguiendo a Levine *et al.* (1980) hasta el taxón de Orden, la sistemática de los protozoos encontrados en el presente estudio es la siguiente:

Reino PROTISTA Haeckel, 1866

Subreino PROTOZOA Goldfuss, 1818, enmend. Siebold, 1845

Phylum SARCOMASTIGOPHOREA Honigberg & Balamuth, 1963

Subphylum MASTIGOPHOREA Diesing, 1866

Clase ZOOMASTIGOPHOREA Calkins, 1909

Orden KINETOPLASTIDA Honigberg, 1963 enmend. Vickerman, 1976

Suborden TRYPANOSOMATINA Doflein, 1911

Familia TRYPANOSOMATIDAE Doflein, 1911

Género *Trypanosoma* Gruby, 1843

Phylum APICOMPLEXA Levine, 1970

Clase SPOROZOEAE Leuckart, 1879

Subclase COCCIDIA Leuckart, 1879

Orden EUCOCCIDIIDA Léger & Duboscq, 1910

Suborden EIMERIINA Léger, 1911

Familia EIMERIIDAE Minchin, 1903

Género *Eimeria* Dykova & Lom, 1981

Género *Octosporella* Ray & Ragavachari, 1949

Phylum CILIOPHORA Doflein, 1901

Clase OLIGOHYMENOPHOREA de Puyterac *et al.*, 1974¹

Subclase HYMENOSTOMATA Delage & Hérouard, 1896

Orden HYMENOSTOMATIDA Delage & Hérouard, 1896

Suborden OPHRYOGLENINA Canella, 1964

Familia ICHTHYOPHTHIRIIDAE Kent, 1881

Género *Ichthyophthirius* Fouquet, 1876

Phylum MYXOZOA Grassé, 1970

Clase MYXOSPOREA Buetschli, 1881

Orden BIVALVULIDA Shulman, 1959

Suborden VARIISPORINA Lom & Noble, 1984

Familia MYXIDIIDAE Thélohan, 1892

Género *Myxidium* Buetschli, 1882

Género *Zschokkella* Auerbach, 1910

Familia ORTHOLINEIDAE Lom & Noble, 1984

Género *Neomyxobolus* Chen & Hsieh, 1960

Familia SPHAEROSPORIDAE Davis, 1917

Género *Hoferellus* Berg, 1898

Suborden PLATYSPORINA Kudo, 1919

Familia MYXOBOLIDAE Thélohan, 1892

Género *Myxobolus* Bütschli, 1882

¹ Debido al número tan extenso de autores, de Puyterac, Batisse, Bohatier, Corliss, Deboux, Didier, Dragesco, Fryd-Versavel, Grain, Grolière, Hovasse, Iftode, Laval, Roque, Savoie & Tuffrau, responsables de este taxón incluido en la presente clasificación, hacemos referencia a esta autoridad como "de Puyterac *et al.*, 1974"

2.3.1.- Orden KINETOPLASTIDA Honigberg, 1963 enmend. Vickerman, 1976

De la depresión o bolsa flagelar se originan 1 ó 2 flagelos; flagelos típicos con varilla paraxial además de axonema; mitocondria única (en algunas formas no funcional) extendiéndose a lo largo del cuerpo como un solo tubo, aro o red de tubos ramificados; kinetoplasto (conteniendo ADN) localizado cerca del cinetosoma flagelar; aparato de Golgi en la región de la depresión flagelar, no conectado al cinetosoma y flagelos; la mayor parte de las especies son parásitas, aunque también hay otras que son de vida libre.

2.3.1.1.- Suborden TRYPANOSOMATINA Kent, 1880

Flagelo único, libre o fijado al cuerpo por una membrana ondulante, kinetoplasto relativamente pequeño y compacto; son parásitos.

2.3.1.1.1.- Familia TRYPANOSOMATIDAE Doflein, 1911

Con los caracteres del suborden. Incluye los géneros *Leptomonas*, *Phytomonas*, *Leishmania*, *Herpetomonas*, *Crithidia*, *Blastocrithidia*, *Rhynchoidomona*, *Endotrypanum* y *Trypanosoma*. Los tripanosomátidos que aparecen en peces son únicamente asignados al género *Trypanosoma*.

Género *Trypanosoma* Gruby, 1843

Diagnósis

Tripanosomátidos dixenos, su ciclo biológico se desarrolla en parte en la sangre y tejidos de vertebrados y en otra parte en el tracto digestivo de invertebrados (en el caso de peces los tripanosomas son exclusivamente transmitidos por sanguijuelas) y compromete a estados de tripomastigotes, epimastigote, esferomastigote y promastigote; 190 especies descritas en peces.

Morfología

a) Microscopía óptica

El cuerpo se encuentra alargado y con forma foliácea, la anchura puede ser variable. Los órganos que se distinguen son: un flagelo, una membrana ondulante muy desarrollada,

un núcleo y un kinetoplasto. El flagelo se origina del cinetosoma posterior, pasando a lo largo del cuerpo como el borde de una membrana ondulante, y se extiende libre anteriormente. El núcleo es vesicular y puede mostrar un endosoma diferenciado. El kinetoplasto es prominente y puede tener forma esférica, de varilla o de disco, y es probablemente homólogo al kinetoplasto de mamíferos conteniendo ADN y afinidades mitocondriales. Ciertos tripanosomas de gran tamaño pueden presentar estriaciones longitudinales en el citoplasma, descritas como "mionemas", que son probablemente microtúbulos del corset subpelicular más que cintas mitocondriales subpeliculares (Lom & Dyková, 1992). Además, pueden presentar vacuolas contráctiles (*T. rajae*) y gránulos citoplasmáticos que incluso han sido, no justificadamente, utilizados para caracterizar algunas especies (*T. granulorum*).

Una característica típica en algunos tripanosomas de peces es la aparición de pleomorfismos durante el curso de la infección. Esta diversidad en forma y tamaño ya fue descrita muy tempranamente como diferentes variedades dentro del mismo status taxonómico, por ejemplo la "variedad parva" y "variedad magna" de Laveran & Mesnil (1912) e incluso recientemente a inducido a clasificar erróneamente como dos especies diferentes a la misma especie (Bauer, 1984). En estas especies pleomórficas, los primeros tripanosomas que aparecen en la sangre del pez infectado son formas "jóvenes" de tamaño pequeño y delgado, con una membrana ondulante con pocas y poco profundas ondas y con un núcleo que no revela el cariosoma. Después de un tiempo aparecen formas "intermedias" hasta las "adultas" que son las que persisten durante la fase crónica de la infección.

Lom & Dyková (1992) indican las siguientes características variables para especies de tripanosomas pleomórficos de peces:

- Cambios en tamaño
- Cambios en el ratio longitud/anchura del cuerpo celular
- Número, profundidad y anchura de las ondas de la membrana ondulante
- Presencia o ausencia de un cariosoma distinguido en el núcleo
- Presencia y número de gránulos citoplasmáticos teñidos
- Longitud de la parte libre del flagelo
- Distancia del kinetoplasto a la parte posterior de la célula
- Modificaciones en la posición del núcleo
- Presencia de "mionemas" en preparaciones teñidas

Los más marcados ejemplos de especies pleomórficas se aprecian entre parásitos de peces marinos: *T. gargantua*, *T. giganteum*, *T. rajae* o *T. murmanense* y entre tripanosomas

parásitos de peces de agua dulce: *T. percae*, *T. remaki* o *T. cobitis*.

En las preparaciones teñidas por Giemsa, el citoplasma permanece indiferenciado, pero con las técnicas del Protargol, los cinetosomas y los kinetoplastos pueden ser apreciados como entidades diferentes. El kinetoplasto se tiñe selectivamente con verde Janus B y la reacción de Feulgen es positiva. Las preparaciones teñidas con Hematoxilina férrica nos proveen de una mejor visión citológica, especialmente de núcleo. Las preparaciones teñidas con plata, de acuerdo con las modificaciones al método de Bodian, falta por revelar el kinetoplasto pero sirve para diferenciarlo de otras estructuras.

b) Microscopía electrónica

El flagelo está limitado por una membrana plasmática y se origina del cinetosoma en el interior de una bolsa flagelar localizada terminal o subterminalmente. Un segundo cinetosoma se sitúa próximo al primero con la misma estructura centriolar clásica. El flagelo está fijado a lo largo del cuerpo y llega a ser libre en el polo anterior del organismo.

Próximo a los cinetosomas se localiza el kinetoplasto, identificado a microscopía electrónica como una fibra nucleóide de forma aproximadamente discoidal. Este nucleóide está compuesto por moléculas de ADN de estructura lineal y circular y está situado en una expansión capsular del aparato mitocondrial.

El plasmalema de muchos kinetoplastidos tienen una cubierta externa de material electrodens, que se pierde en el cultivo o en la entrada al vector. Debajo de la membrana plasmática del cuerpo celular se sitúa una empalizada de microtúbulos ordenados longitudinalmente conectados entre sí por finos puentes laterales, estos microtúbulos se cree que soportan la forma externa de la célula. El campo citoplasmático está repleto de ribosomas.

En todos los flagelados kinetoplastidos está presente una sola mitocondria que puede estar ramificada. Los elementos del retículo endoplásmico rugoso están distribuidos a través del citoplasma. Adyacentes a la bolsa flagelar hay varios sáculos del retículo endoplásmico liso y túbulos que representan el retículo secretor. La estructura más característica es el aparato de Golgi, en algunos tripanosomas son cuerpos desiguales.

El núcleo es típico de un eucariota con una envuelta de doble membrana, con una masa osmiofílica en la parte central que representa el nucleolo y distintas masas periféricas que probablemente sean material cromosómico.

Ciclo biológico

El ciclo biológico del tripanosoma normalmente comprende estados de desarrollo en hospedadores vertebrados e invertebrados, caracterizados por cambios morfológicos que implican la reposición de la base flagelar y del complejo kinetoplasto respecto al núcleo y al extremo anterior del cuerpo celular. Se reconocen los siguientes tipos:

1º) El estado promastigote tiene la base flagelar cerca del extremo anterior del cuerpo del cual se origina.

2º) El estado amastigote tiene la base flagelar delante del núcleo, pero no sobresale el flagelo.

3º) La forma epimastigote también tiene la base del flagelo delante del núcleo, pero el flagelo se origina lateralmente y forma una membrana ondulante que corre a lo largo del extremo anterior del cuerpo.

4º) En la forma tripomastigote, la base flagelar se sitúa detrás del núcleo, pero también presenta la bolsa flagelar y la membrana ondulante.

Los tripanosomas parasitan la sangre, fluidos tisulares o tejidos de toda clase de vertebrados.

En el caso de los peces, las sanguijuelas son los vectores naturales, aunque hubo intentos de infecciones con crustáceos que no dieron resultado (Minchin, 1909). Los primeros estudios sobre la presencia de tripanosomas en las sanguijuelas fueron llevados a cabo por Laydig, que en 1857, anotó la presencia de flagelados en el estómago de los hirudíneos de los géneros *Piscicola* y *Pontobdella*, los cuales son hematófagos de peces. Doflein, en 1901, sugirió la posibilidad de que las sanguijuelas fuesen los transmisores de los tripanosomas de los peces, pero no se constató hasta que Keysselitz (citado por Hofer (1904)) fue capaz de infectar con tripanosomas a tencas, carpas y lucios por medio de la sanguijuela *Piscicola geometra*.

Siguiendo a Becker, en 1977, señaló los tres modelos de ciclo básicos para los tripanosomas de peces:

1º) Los tripomastigotes de la sangre del pez se desarrollan en el estómago de la sanguijuela, donde se transforman en epimastigotes y más tarde en formas

metacíclicas que son transmitidas directamente vía probóscide de nuevo a otro pez.

2º) Los tripomastigotes de la sangre del pez se transforman en epimastigote en el estómago de la sanguijuela donde se multiplican, pasando después al intestino donde no sufren cambios, para volver al estómago donde se convierten en formas metacíclicas y migrar a la probóscide desde donde pasan al pez a través de la mordedura.

3º) Los tripomastigotes se transforman en epimastigote, se multiplican y cambian a formas metacíclicas en el estómago de la sanguijuela, desde donde pasan a la probóscide.

Según Lom y Dyková (1992) después de haber sido infectado el pez se pueden distinguir cuatro fases:

1ª) Un periodo prepatente, que dura de 2 a 9 días donde los tripanosomas no aparecen en la sangre de los vasos periféricos.

2ª) Una fase patente, donde se incrementa el número de tripanosomas al empezar a dividirse y caracterizada por formas delgadas que si aparecen en la sangre periférica.

3ª) Una fase crónica de la parasitemia, que se significa por una disminución en el número de flagelados y presencia de formas "adultas" en las especies pleomórficas.

4ª) En la que desaparecen los tripanosomas de la sangre periférica y solo se localizan, a veces, en el mesonefros, pseudobranquia o rete mirabile de los ojos.

Relación parásito-hospedador

El potencial patogénico de los tripanosomas de peces no se ha apreciado hasta muy recientemente. Dependiendo de la intensidad, la infección induce a una serie de modificaciones en el organismo del hospedador:

- Cambios en los valores hemáticos. Disminución de los niveles de proteínas séricas, a excepción de las globulinas. Incremento de los leucocitos. Anemia y reducción del contenido de hemoglobina en los eritrocitos.
- Cambios en los índices somáticos.
- Cambios histopatológicos irreversibles.

- Posibilidad de provocar la muerte.

Estudios sobre la especificidad del hospedador de los tripanosomas de peces demuestran que el parasitismo estricto es raro, aunque existen especies muy específicas como *T. platessae* (Lebailly, 1905; Cottrell, 1977). Por otro lado, hay evidencias de que muchos tripanosomas, como son *T. carassi*, *T. cobitis*, *T. murmanense* o *T. rajae*, pueden habitar en una variedad alevada de peces, los cuales pueden ser taxonómicamente especies muy diferentes.

Clasificación y diferenciación de especies

Las especies del género *Trypanosoma* se dividen en grupos y subgrupos para los taxones a nivel de especie y subgénero. Hoare (1964, 1973) ha incluido modificaciones en la clasificación de acuerdo con los conocimientos de filogenia y biología.

Los tripanosomas se dividen en dos grupos amplios o secciones que se basan en las características de su desarrollo en el hospedador invertebrado:

- Si una especie se multiplica en la porción anterior del tubo digestivo, se dice que se desarrolla en la estación anterior y se incluye en el grupo Salivaria, donde se encuentran incluidos varios subgéneros.
- Si la especie se desarrolla en el intestino posterior de su huesped invertebrado, se dice que se desarrolla en la estación posterior, perteneciendo a la sección Stercolaria.

Los tripanosomas de peces deberían pertenecer al primer grupo, pero sabiendo que el vector es una sanguijuela.

Hoare (1964) indicó que el subgénero *Haemetomonas* Mitrophanow, 1883 puede ser utilizado para agrupar subgenéricamente a los tripanosomas de peces de agua dulce. Desde que Mitrophanow nombró como representación de este taxón la especie *T. carassi*, el subgénero *Haemetomonas* debería restringirse a especies polimórficas de tripanosomas de peces de agua dulce, con un largo y delgado cuerpo, con un terminal o subterminal kinetoplasto, con un largo flagelo y con una proporción elevada de epimastigotes en el vector frente a los amastigotes. Este subgénero no se aplicaría a las especies de tripanosomas de peces marinos al diferir en las formas predominantes de la sanguijuela, donde la secuencia comienza con amastigotes que son los que se dividen y predominan sobre los epimastigotes (Lom & Dyková, 1992).

Especies del género *Trypanosoma* en peces

Debido al número tan elevado de especies de tripanosoma descritas en peces y a que el estudio parasitológico lo hemos realizado sobre anguilas capturadas en ríos, nos hemos limitado a la revisión bibliográfica de aquellas especies que aparecen en los peces de agua dulce únicamente.

La primera cita de un posible tripanosoma fue debida a Valentin, que en 1841, observó uno de estos flagelados en la sangre de la trucha, *Salmo trutta* variedad *fario*. Aunque realmente el primer tripanosoma descrito y uno de los más estudiados es *T. carassi* Mitrophanow, 1883, en *Carassius carassius*. Sinonimias de *T. carassi* son las citadas por Laveran & Mesnil, en 1912, como *T. danilewskyi* de la carpa común, *Cyprinus carpio*, y por Qadri (1962a), a *T. wincheniense* aislado en Gran Bretaña a partir de carpas importadas de Alemania.

T. carassi ha sido aislado en diferentes variedades de carpas y puede ser transmitida con éxito artificialmente por inoculación a hospedadores no ciprínidos, como son *Oncorhynchus mykiss*, *Lepomis gibbosus* o *Perca fluviatilis* (Lom, 1979; Woo & Black, 1984).

La prevalencia en algunas poblaciones de carpas de *T. carassi* puede llegar al 100% durante los meses de primavera, aunque en verano es también muy elevada (Lom & Dyková, 1992). Los vectores son *Piscicola geometra* y *Hemiclepsis marginata*. En la fase patente de la parasitemia el tamaño del cuerpo celular es de 21 x 2,3 µm, el flagelo libre mide 14 µm de longitud y el núcleo 2,5 x 1,6 µm. Morfológicamente tiene un aspecto alargado y apuntado en los extremos, careciendo de endosoma.

Recientemente se han realizado varias investigaciones mediante microscopía electrónica de la morfología de las formas epimastigote y tripomastigote en relación al complejo citofaríngeo (Lom *et al.*, 1978, 1980), a la citoquímica y estructura de la membrana celular (Paulin *et al.*, 1980) y a la ultraestructura de los estados en mitosis (Peterson & Woo, 1984).

Las formas del vector fueron descritas por Qadri (1962b) y el ciclo biológico fue perfilado por Lom en 1979. *T. carassi* es patógeno para algunos de sus hospedadores, pudiendo llegar la mortalidad al 70% en peces dorados, provocando pronunciados cambios histológicos sobre todo en los órganos hematopoyéticos (Dyková & Lom, 1979) o estados de anorexia (Islam & Woo, 1991). Lom *et al.*, en 1986, demostró que en el caso de juveniles de carpa el poder patogénico de *T. carassi* es también elevado con relevantes cambios

histopatológicos.

Jastrzebski (1979) cita por primera vez, en Polonia, la presencia de *T. carassi* en *Carassius auratus gibelio* capturados en el río Baczycha y en la piscifactoría de Kośmin. Este mismo autor, en 1981, encontró este mismo parásito en *Cyprinus carpio* con una prevalencia de 5 carpas infectadas sobre 67 examinadas.

Thompson, en 1908, cultivó tripomastigotes de *T. carassi* utilizando el medio NNN modificado según Nocht y Mayer. De todas formas, *T. carassi* es fácilmente cultivable en medios bifásicos o líquidos, obteniendo una sucesión de formas que van desde epimastigote hasta tripomastigotes alargados (Lom, 1979; Rousková & Kulda, 1983).

T. cobitis Mitrophanow, 1883, sinónimo de *T. barbatulae* Léger, 1904, es común en cobitidos de los géneros *Cobitis*, *Nemachilus* y *Misgurnus*, distribuyéndose por Europa y Asia. Lech (1980), lo cita como parásito de 5 especies más de peces en la que incluye el ciprínido *Phoxinus phoxinus* y el espinoso, *Gasterosteus aculeatus*. En el ciclo biológico parece ser que interviene únicamente la sanguijuela *Hemiclepsis marginatus*. La ultraestructura de los epimastigotes ha sido examinada recientemente utilizando para ello tripanosomas cultivados en agar sangre 4N (Lewis & Ball, 1981) u obtenidos de la probóscide del vector (Lewis & Ball, 1980). Según Breindl (1915), *T. cobitis* es patógeno para *Noemacheilus barbatulus* al observar el aspecto enfermizo de los peces con elevadas parasitemias.

Después de 1900, cuando se aceptó la especificidad de los tripanosomas por el hospedador, se crearon numerosas especies en base a esta idea. En Europa, Leveran & Mesnil, en 1904, describió *T. abramidis* y *T. tincae* (Leveran & Mesnil, 1912). Brumpt (1906) detalló *T. barbi*, *T. elegans*, *T. leucisci*, *T. phoxini* y *T. scardinii*. Algunas de ellas son sinonimias de *T. carassi*, como es el caso claro de *T. tincae*.

T. remaki Leveran & Mesnil, 1901, es común en esócidos del género *Esox* y se distribuye por Europa, Asia y Este de Norteamérica. Morfológicamente no se diferencian las formas jóvenes de las adultas, aunque sí en tamaño. El tamaño del cuerpo oscila, según el estado de desarrollo, entre 24 y 70 μm en longitud y entre 1,7 y 2,5 μm en anchura. La longitud del flagelo se sitúa en un rango de 10-18 μm . Los vectores son las sanguijuelas *Hemiclepsis marginata* y *Piscicola geometra* (Lom & Dyková, 1992).

T. elegans Brumpt, 1906, presenta una morfología que en apariencia corresponde a su nombre, con un cuerpo de 35 x 4 μm y un flagelo libre de 15 μm . Las ondas de la mem-

brana ondulante son regulares y tiene muy pocos gránulos citoplasmáticos coloreables. Es transmitido por el hirudíneo *Hemiclepsis marginata*.

Brumpt, en 1906, describe, también, en *Gymnocephalus cernuus*, la especie *T. acerinae*, que parasita, además especies del género *Phoxinus* y otros ciprínidos en Eurasia (Becker, 1977). Presenta un cuerpo de 30-40 x 1,8-3,5 μm , con un flagelo libre de 17 μm , un núcleo situado en la mitad anterior de la célula y el kinetoplasto aparece estrechándose cerca del extremo posterior. Como vector participa la sanguijuela *Hemiclepsis marginata*.

T. percae Brumpt, 1906, es citado en pércidos, *Perca fluviatilis* y *Perca flavescens*, de Eurasia y Este de Canadá (Becker, 1977), aunque puede parasitar casualmente al lucio, *Esox lucius* (Vasil'eva & Sultanov, 1981). La prevalencia en percas maduras, en Europa, puede superar el 70%. Las formas "jóvenes" son alargadas con un cuerpo celular de 18 x 1,5 μm , un flagelo de 8 μm y un núcleo compacto. En las formas "adultas" la célula alcanza un tamaño de 57 x 7 μm , un flagelo libre de 10 μm y un núcleo donde se diferencia el cariosoma. En algunos ejemplares aparecen gránulos citoplasmáticos que se colorean durante la tinción y en las formas "adultas" unas estriaciones longitudinales subpelículares. Las sanguijuelas *Hemiclepsis marginata* y *Piscicola geometra* participan como vectores.

T. granulorum Leveran & Mesnil, 1909, es el parásito común de la anguila europea y quizás, también, de otras anguilas. Desde su primera descripción ha sido citado por numerosos autores en Europa: En Gran Bretaña (Minchin, 1909; Needham, 1969; Canning *et al.*, 1973; Kennedy, 1974), en Francia (Brumpt, 1949), en Dinamarca (Koie, 1988), en Rusia (Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964) y en Portugal (Fança, 1907; Eiras, 1988; Saraiva & Chubb, 1989). En España ha sido citado únicamente por Pardo, en 1920, en anguilas capturadas en la albufera de Valencia.

T. granulorum es una especie pleomórfica, en donde la diferencia en tamaño entre las formas "jóvenes" y "adultas" es muy relevante. Este polimorfismo llevó a Fança (1907) a describir dos variedades distintas dentro de esta misma especie. Este autor señala que existe una forma "parva" y una forma "magna" con notables variaciones en valores morfométricos y en caracteres citológicos. Este dimorfismo no fue indicado por Leveran & Mesnil (1902), pero sí fue apreciado por Minchin (1909), que sugirió que podía señalar diferentes estados de crecimiento del tripanosoma. Recientemente, Eiras (1988) intenta aclarar el problema del pleomorfismo en los tripanosomas de peces, aduciendo que, aunque se han descrito numerosas especies polimórficas, hay que establecer que tripanosomas presentan esta característica intrínseca y cuales no la presentan.

La primera descripción de *T. granulorum* fue realizada por Leveran & Mesnil (1902), que dio un rango de longitud de la célula entre 31 y 55 μm y del flagelo entre 13 y 30 μm , aunque trabajos posteriores indican que la longitud máxima del cuerpo puede superar las 70 μm (Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964; Eiras, 1988). El núcleo es compacto y eventualmente puede presentar un nucleolo alargado. El citoplasma contiene un número elevado de gránulos cromofílicos. El ciclo biológico fue descrito por primera vez por Brumpt, en 1905, indicando como vector a la sanguijuela *Hemiclepsis marginata*, aunque puede participar también *Piscicola geometra* (Lom & Dyková, 1992). Asimismo, Eiras, 1988, menciona como posibles vectores a los hirudíneos *Erpobdella* sp., *Haemopsis* sp., *Haementaria costata*, *Hemiclepsis* sp., *Glossiphonia* sp. y *Helbdella* sp.

El ciclo es muy similar a *T. rajae*. Después de 24 horas de que pasasen los tripanosomas de la sangre de la anguila a la sanguijuelas, estos migran del estómago al intestino, donde se reproducen como formas criptidiales (epimastigotes). Posteriormente vuelven al estómago y a través del esófago pasan a la probóscide donde aparecen las formas metacíclicas infectantes.

Chen (1955, 1956a) estudia la parasitofauna de 4 especies de peces de la región Hupeh, en China, describiendo una nueva especie de tripanosoma, *T. mylopharyngodon* en *Mylopharyngodon piceus*, que se caracteriza por presentar un tamaño medio de 44,2 x 12,5 μm . En la misma región, Chen & Hsieh (1964), cita como nueva especie parásita de *Erythroculter dabryi* a *T. minutum*, que se diferencia por poseer un tamaño medio de 25,5 x 1,2 μm , un flagelo libre de 13,9 μm y presentar algunas estriaciones transversales.

Qadri, en 1955, describe en *Ophiocephalus striatus* de la India, la especie *T. striati*, que puede ser un sinónimo de *T. ophiocephali* Pearse, 1933, descrito en la misma especie de hospedador pero en Thailandia (Lom y Dyková, 1992). Este tripanosoma presenta un pleomorfismo muy claro con un rango en el tamaño del cuerpo celular que oscila entre 32 y 54 μm en longitud y 2 a 8 μm en anchura máxima. La porción de flagelo libre mide entre 8 y 11 μm . *T. striati* crece perfectamente cuando se cultiva axénicamente en la modificación de Shortt del medio NNN entre 12 y 18 °C (Qadri, 1962a).

Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, en 1964, describen 23 especies de tripanosomas presentes en los peces de agua dulce de la antigua Unión Soviética. En la clave aparecen agrupados según la morfología y posición del kinetoplasto.

Becker, en 1967, describe una nueva especie, *T. occidentalis*, en *Cottus gulosus*, C.

rhotheus y *Gasterosteus aculeatus* del Estado de Washington en Norteamérica.

Vinichenko *et al.*, en 1971, describen en un estudio de protozoos parásitos de peces de la cuenca del río Amur (Rusia), tres nuevas especies. *T. striatum* Vinichenko, 1971, en *Liocassis braschnikovi* que se caracteriza por presentar estriaciones longitudinales en las formas "adultas". *T. amurense* Vinichenko, 1971, en *Mesocottus haitej* que se diferencia por tener el flagelo libre extremadamente corto y aparecer en las formas "adultas" estriaciones longitudinales. *T. anurum* Vinichenko, 1971, parasita el esturión *Acipenser schrenki* y morfológicamente presenta un cuerpo de 25-33 x 0,9-1,7 μm y sin flagelo libre. *T. amurense* al no tener bien desarrollado el flagelo es imposible incluirlo dentro del subgénero *Haematomonas*.

Daly & De Guisti, en 1971, describe por primera vez la especie *T. catastomi* en *Catastomus commersoni* del Norte de Norteamérica. En el estudio señala que la prevalencia en juveniles sobrepasaba el 33% y en peces adultos era del 11,6%. Morfológicamente destaca el kinetoplasto subterminal y el citoplasma que contiene gránulos cromofílicos. La longitud del cuerpo es de 46,6 μm de media y la longitud de la porción del flagelo libre es de 10 μm . Ha sido citado como vector natural, en el lago Ontario de Canadá, la sanguijuela *Actinobdella inequinnulata* (Jones & Woo, 1992b).

Jones & Wood (1991) realizan un estudio comparativo entre *T. catastomi* y *T. phaleri* respecto al comportamiento en cultivo de las dos especies de flagelados. *T. catastomi* fue aislado a partir de un medio hiposmótico de agar-sangre, en cambio, *T. phaleri* se puede aislar a partir de medios, tanto hiposmótico, como hiperosmóticos. La presión osmótica influye directamente sobre el porcentaje de tripomastigotes presentes en el cultivo y estimula o inhibe la fisión binaria de los tripanosomas. En *T. catastomi* la presión osmótica es inversamente proporcional al número de tripomastigotes y al número de flagelados en división presentes en el cultivo, al contrario que en *T. phaleri*. Esta característica diferencial entre estas dos especies de tripanosomas puede reflejar una adaptación diferente al sistema vector-hospedador.

Posteriormente, estos mismos autores realizan un estudio *in vitro* sobre caracterización de los antígenos de naturaleza polipeptídica utilizando SDS-PAGE y densitometría en gel en *T. catastomi* (Jones & Woo, 1992a).

En 1978, Fróes *et al.* realizan un estudio sobre los tripanosomas de loriciarios de los ríos de Brasil, en donde describen tres nuevas especies. Entre ellas, *T. immanis* parásita de

Loricariichthys anus del río Grande en el Sur de Brasil. Esta especie se diferencia por ser uno de los tripanosomas de peces más grande citado, ya que alcanza los 132 μm de longitud la célula.

Lom (1980) realiza una revisión de los hemoflagelados descritos en peces, en donde cita 151 especies pertenecientes al género *Trypanosoma*. Este trabajo amplía en dos especies de tripanosomas al realizado en 1979. Los tripanosomas los agrupó en especies pleomórficas o monomórficas en hospedadores marinos o de agua dulce.

En 1980, Narasimhamurti & Saratchandra describen dos nuevas especies, *T. channai* en *Channa punctata* y *T. qadrii* en *Clarias batrachus*, de la India. *T. channai* la cataloga como trimórfica al presentar el tripomastigote tres estados muy diferenciados que los denomina "delgado", "medio" y "grueso".

Gupta (1986) reseña una nueva especie, *T. colisi*, en el hospedador *Colisa fasciata* de la India. Las características citológicas que lo diferencian de otras especies de tripanosomas polimórficos son: el pequeño tamaño del cuerpo celular, que mide entre 22,7 y 38,5 μm , el bajo índice nuclear, la posición del núcleo y la granulación citoplasmática.

Eiras & Pavanelli (1989) identifican en la sangre del prochilodóntido *Prochilodus scrofa*, del río Paraná en Brasil, un nuevo tripanosoma monomórfico, *T. scrofae*.

Lopes *et al.* (1989) describen una nueva especie, *T. dominguesi*, localizada en la sangre del pez gato *Hypostomus alatus* de la cuenca del río Sao Francisco en Brasil.

En un nuevo estudio sobre los tripanosomas de los peces del Brasil, Ribeiro *et al.* (1990) describen una nueva especie, *T. pintoii*, de la sangre del pez gato del género *Hypostomus* y la comparan morfológicamente con las 13 especies de tripanosomas citadas en peces gato del mismo género en el Brasil.

Jones & Wood (1993) describen la biología de un nuevo tripanosoma de la anguila americana, *Anguilla rostrata*. *T. burresoni* es un flagelado delgado monomórfico, con un núcleo ovalado y de posición anterior. El kinetoplasto es subterminal. La membrana ondulante está bien desarrollada y la porción libre del flagelo es menor que la mitad de la longitud del cuerpo. El ciclo biológico es similar al modelo que presenta *T. cobitis*, aunque el vector natural es, todavía, desconocido. En este mismo estudio se realizaron infecciones experimentales utilizando para ello dos especies de sanguijuelas, *Hemiclepsis marginata* y *Desserobdella*

phalera. Los tripanosomas que se desarrollaron en el vector *D. phalera* no fueron infectivos para la anguila.

2.3.2.- Orden EUCOCCIDIIDA Léger & Duboscq, 1910

Presentan esquizogonia; en su ciclo biológico hay fases sexuales y asexuales; se encuentran en las células epiteliales y sanguíneas de invertebrados y vertebrados.

2.3.2.1.- Suborden EIMERIINA Léger, 1911

En los estados gamogónicos, los macrogametos y microgametos se desarrollan independientemente; no presentan sicigia, el microgametocito produce numerosos microgametos característicos; cigoto inmóvil; división asexual por merogamia, fisiopartición o endodiogenia; durante la esporogonia, los ooquistes no incrementan de tamaño; los esporozoítos están característicamente encerrados en el esporocisto. Endodiogenia presente o ausente. Exclusivamente parásitos histozoicos intracelulares. Monoxenos o heteroxenos.

En este grupo se incluyen los organismos que conocemos coloquialmente como coccidios.

Dentro del suborden, los peces son infectados únicamente por coccidios pertenecientes a las familias *Eimeriidae* Poche, 1913 y *Cryptosporidiidae* Léger, 1911. Los criptosporididos se diferencian de los eimeriidos esencialmente en su localización epicelular, la ausencia de un microvillus hipertrofiado en el epitelio intestinal debido al modo especial con el que infectan las células y por no formar microgametos flagelados.

2.3.2.1.1.- Familia EIMERIIDAE Minchin, 1903

Es la familia más amplia y más típica de los coccidios. Contiene aproximadamente 16 géneros, de los cuales *Eimeria* e *Isospora* son, con diferencia, los más extensos. *Eimeria* contiene más de 1050 especies citadas, *Isospora* contiene del orden de las 86 especies. La familia parasita tanto vertebrados como invertebrados, aunque fundamentalmente aparecen en los primeros.

En peces, tanto marinos como de agua dulce, son parásitos muy comunes, en donde más de 190 especies han sido descritas pertenecientes a 7 diferentes géneros: *Eimeria*, *Goussia*, *Isospora*, *Calyptospora*, *Crystallospora*, *Epieimeria* y *Octosporella*.

En la gran mayoría de las especies, sólo se conoce el estado ooquistico, que se encuentra en las heces. Los ooquistes son las formas de resistencia que poseen una pared gruesa, por lo cual pueden sobrevivir a las condiciones adversas del medio externo durante largos periodos de tiempo constituyendo la fase de transmisión.

Los miembros de la familia son intracelulares, normalmente habitan en las células del epitelio intestinal de vertebrados, de todas las clases, donde tiene lugar la merogamia, aunque otros se encuentran en tejidos muy internos. Otras especies se encuentran citadas en moluscos, artrópodos y otros invertebrados.

Diagnosís

Desarrollo en las células propias del hospedador, ooquistes y merontes sin filamentos u orgánulos; ooquistes con 0, 1, 2, 3, 4 ó más esporocistos, cada uno con un o más esporozoítos; merogamia dentro del hospedador, esporogonia típicamente exterior; microgametos con 2 ó 3 flagelos, sin metrocitos.

Morfología

La pared del ooquiste está formada por dos capas, al microscopio electrónico se puede apreciar una membrana que rodea la pared externa. La más externa deriva de la membrana celular del merozoíto original (Speer & Duszynsky, 1975). En algunas especies existe una abertura fina en el lado del ooquiste, denominado micropilo, el cual está cubierto por la capa micopilar. En el interior del ooquiste se puede encontrar un gránulo polar refráctil.

La mayoría de las especies forman esporocistos, los cuales contienen esporozoítos, dentro de los ooquistes. Durante la esporogonia para formar los esporozoítos, el material citoplasmático no incorporado en los esporozoítos forma el residuo ooquistico. De la misma manera, algún material queda dentro de los esporocistos para formar el residuo esporocístico, sin embargo parece que este residuo es algo más que un depósito de desechos. Contiene gran cantidad de lípidos, que al parecer, son una fuente importante de energía para los esporozoítos durante su estancia fuera del hospedador.

La pared del esporocisto consiste en una capa fina externa granular, rodeada de dos membranas y una capa interna fibrosa y gruesa. En un lado del esporocisto se encuentra una pequeña apertura de la capa interna que está tapada por un cuerpo estiedal homogéneo. En ciertas especies, por debajo del cuerpo estiedal, hay un material tapón adicional, al que

se le designa como cuerpo subestiedal.

La estructura de la pared del esporocisto sólo ha sido estudiada, en peces, en dos especies del género *Eimeria*. En *E. variabilis*, el esporocisto presenta dos capas, una fina de 3 nm y otra gruesa de 41 nm, separadas por un espacio claro al microscopio electrónico (Davies, 1978). En *E. funduli*, existe una única capa de 120-190 nm de anchura (Duszynski *et al.*, 1979).

Dos especies de coccidios de peces poseen un peculiar apéndice en la superficie del esporocisto. En *Eimeria harpodoni* aparecen una prolongación en forma de ancla (Setna & Bana, 1935), mientras que *Eimeria funduli* presenta numerosos "esporopodios" (Duszynski *et al.*, 1979).

En los esporozoítos, el microscopio electrónico ha revelado un conjunto de estructuras, localizadas en el extremo anterior, denominadas "complejo apical". El estudio citológico revela, además, la presencia de un núcleo vesicular, aparato de Golgi y mitocondrias que tienen la misma estructura que en cualquier protozoo. No tienen cilios o flagelos.

Además del complejo apical, núcleo y otros orgánulos, los esporozoítos contienen uno o más cuerpos refráctiles prominentes, de los cuales se desconoce su función.

El complejo apical está formado por la siguientes elementos: uno o más anillos polares electro-densos; un conoide formado por numerosas espirales enrolladas; varias roptrias, también electrodensas, que aparecen como orgánulos tubulares o saculares que parten del conoide hacia la parte posterior del cuerpo celular; numerosos micronemas electrodensos elongandos anteriormente desde las roptrias y un conjunto de microtúbulos subpeliculares.

Las funciones de muchas de estas estructuras son, todavía, desconocidas. Las roptrias son probablemente secretoras, y los microtúbulos subpeliculares pueden estar involucrados en funciones locomotoras. Mientras, el conoide, en los gregarínidos, se encuentra modificado para realizar un importante papel en la penetración intracelular.

Ciclo biológico

Hasta muy recientemente, se creía que el ciclo biológico de los coccidios de peces era solamente directo, como son los casos conocidos de *Goussia carpelli*, *G. cichlidarum* o *G. iroquoiana*. Pero en otras especies de coccidios la transmisión directa no daba resultado, lo que

indicaba que otro hospedador podía estar involucrado en el ciclo. Esta idea se fue desarrollando cuando Landau *et al.* (1975) encontró ooquistes de *Eimeria* sp. de *Gymnothorax moringa* en la pared intestinal de un crustáceo misidáceo. Posteriormente, McKenzie (1978) especuló con la posibilidad de que la presencia de estas formas ooquisticas en un crustáceo eufásido, parecidas a *Goussia clupearum* de *Micromesistius poutassou*, tuvieran que ver con la supervivencia del coccidio en aguas oceánicas. Aunque la prueba decisiva y confirmativa de la existencia de ciclos biológicos indirectos fue debida a Fournie & Overstreet (1983), que señalaron que únicamente mediante los esporozoítos latentes obtenidos del intestino del crustáceo *Palaemonetes pargio* se podía transmitir la infección del coccidio *Calypsozpora funduli*.

El ciclo biológico en peces se desarrolla completamente en el hospedador definitivo, comprendiendo tres fases separadas: merogonia, gamogonia y esporogonia. Dyková & Lom (1981) establecen 6 modelos de ciclo biológico, dependiendo de la localización citológica de cada una de las fases.

El ciclo comienza después de ingerir el pez apropiado los ooquistes o esporocistos. Estos, por acción enzimática en el tracto digestivo, liberan los esporozoítos. Los esporozoítos, o el correspondiente estado infectivo en el caso de la transmisión vía hospedador intermediario, penetran en la pared intestinal alcanzando posteriormente la localización definitiva de la infección que puede ser, bien células de la mucosa intestinal, o bien células de otro órgano.

Después de invadir la célula, el esporozoíto se transforma en trofozoíto, el cual crece y se convierte en un meronte multinucleado que se divide por fisión múltiple o esquizogonia. Puede ocurrir, en algunas especies como *Goussia vanasi*, que esta merogonia este precedida por una endodiogenia. La merogonia produce por dos formas diferentes, bien ectomerogonia o endomerogonia, un número variable de merozoítos que oscila entre 8 y 50.

La ectomerogonia y endomerogonia se pueden alternar en el ciclo y el número total de merogonias puede ser variable. Las diferentes generaciones de merozoítos pueden ser morfológicamente distintos. La última generación de merozoítos comienza la fase sexual del ciclo al desarrollarse como gamontes en la célula.

Los macrogamontes son grandes y presentan un núcleo central con un citoplasma repleto de gránulos de amilopectina y unas pocas inclusiones lipídicas. Los macrogamontes crecen hasta diferenciarse en macrogametos. Los microgamontes se dividen produciendo un

número alto de núcleos periféricos que dan lugar a los microgametos. Los microgametos se caracterizan por poseer 2 ó 3 flagelos que se extienden hacia atrás desde el ápice.

La fertilización de los macrogametos produce un cigoto diploide que se modifica en un esporonte. El esporonte experimenta una división meiótica restableciendo el estado haploide de todas las formas del ciclo. El esporonte se divide produciendo esporoblastos que se diferencian posteriormente en esporocistos.

La viabilidad de los ooquistes expulsados por el intestino hacia el exterior varía según la especie. Por ejemplo, en el caso de *Goussia carpelli* los ooquistes son infectivos durante 22 días (Lom & Dyková, 1992).

Relación parásito-hospedador

Los coccidios de peces han sido considerados siempre agentes etiológicos de enfermedades que podían producir grandes pérdidas. Aunque a diferencia con los coccidios de vertebrados superiores, los estudios sobre la patogeneidad se han realizado en base de observaciones de cambios histopatológicos en peces infectados naturalmente.

De las más de 100 especies citadas en peces, sólo unas pocas han sido objeto de estudio al detalle en relación a su histopatología.

La histopatología de coccidiosis del tracto digestivo ha sido estudiada en profundidad en especies como *Goussia carpelli* (Schäperclaus, 1943; Ivasik & Kulakovskaya, 1959; Musselius *et al.*, 1965; Marincěk, 1965a; Molnár & Pellérdy, 1970; Kent & Hedrick, 1985; Steinhagen & Körting, 1988; Steinhagen, 1991), *G. subepithelialis* (Marincěk, 1965b; Pellérdy & Molnár, 1968; Studnicka & Siwicki, 1990), *G. vanasi* (Landsberg & Paperna, 1987), *Eimeria sinensis* (Molnár, 1976, 1979a) o *Epieimeria anguillae* (Hine, 1975; Molnár & Baska, 1986).

Todos estos estudios señalan que la extensión del daño causado y el carácter de la reacción histológica va a depender de la intensidad de la infección y de la profundidad en la que se desarrollen los diferentes estadios del coccidio en la pared intestinal.

La patología de coccidiosis extraintestinales son poco conocidas a excepción de las producidas por *Calyptospora funduli* (Solangi & Overstreet, 1980; Hawkins *et al.*, 1981) o *Eimeria sardinae* (Dogiel, 1940; Pinto, 1956).

Clasificación y diferenciación de especies

La estructura de los ooquistes y de los esporocistos es utilizada en la determinación práctica de géneros y especies dentro de la familia. Levine, en 1962, calculó que según la naturaleza del ooquiste podría haber unos 2.654.736 ooquistes de diferente morfología dentro del género *Eimeria*. Algunos investigadores piensan que antes de nombrar una especie nueva de coccidio, deben conocerse tanto el estado externo ooquistico como el estado endógeno, aunque Todd & Ernest (1977) afirma no conocer ningún caso en el cual tratándose de dos ooquistes diferentes estructuralmente, tengan el mismo ciclo biológico. Por otra parte se han descubierto diferentes especies incluidas dentro de una sola al estudiar las fases endógenas.

Recientemente, la prevalencia de ciertos caracteres en los estados de desarrollo del ciclo, como la localización intracitoplasmática o submembranosa en la célula en el hospedador, han sido aceptados en la clasificación.

Para la diferenciación de especies se han seguido los trabajos de Daoudi *et al.* (1987), Dyková & Lom (1983), Jastrzebski (1984a), Molnár & Rhode (1988a), Pellérdy (1974) y Upton *et al.* (1984).

Género *Epieimeria* Dyková & Lom, 1991

Diagnosis

Ooquistes con 4 esporocistos, cada uno de los cuales con 2 esporozoítos. La pared del esporocisto presenta en posición apical un collar denominado cuerpo de estieda. No presenta cuerpo subestiedal. Merogonia y gamogonia se sitúa en el microvilli de la célula fuera del endoplasma, conocida como posición epicelular. Esporogonia intracelular. 4 especies descritas.

Especies del género *Epieimeria* en peces

Epieimeria anguillae fue descrita originalmente, en *Anguilla anguilla*, en 1922 por Léger & Hollande con el nombre de *Eimeria anguillae*. Estos autores encontraron estados merogónicos y gamogónicos en la superficie del epitelio intestinal, mientras las formas esporogónicas las localizaron en los estratos más profundos de la mucosa. Posteriormente, también como *Eimeria anguillae*, ha sido citada en el mismo hospedador por Shulman &

Shtein (1962) y Pellérdy (1974).

Más recientemente el coccidio ha sido reseñado en otras especies del género *Anguilla*. En *A. rostrata* en Norteamérica (Molnár & Hanek, 1974; Margolis & Arthur, 1979) y en *A. dieffenbachii* y *A. australis* en Nueva Zelanda (Hine, 1975a).

E. anguillae, según Lom & Dyková (1992), presenta un ooquiste esférico con un diámetro entre 9,6 y 12,8 μm , los esporocistos son elipsoidales con un tamaño de 7-8 x 4-5 μm y hexagonales en sección transvesal. Los esporozoítos son curvados y aparece un pequeño residuo de aspecto globular dentro del esporocisto. Los merontes contienen alrededor de 20 merozoítos y miden alrededor de los 8 μm .

Basándose en el modelo de ciclo biológico, en el que el desarrollo de las formas merogónicas y gamogónicas es epicelular y las esporogónicas es intracitoplasmática, Dyková & Lom, en 1981, establecen el género *Epieimeria* y transfieren la especie *Eimeria anguillae* a este nuevo género, pasando a denominarse *Epieimeria anguillae*.

Lacey & Williams (1983) estudiaron mediante microscopía óptica *E. anguillae*, en donde sus observaciones reafirman las obtenidas en la descripción original de Léger & Hollande (1922) y ponen hincapié en el desarrollo epicelular de los estados merogónico y gamogónico.

También en 1983, Dyková & Lom realizan una compilación de coccidios parásitos de peces, en donde recogen 127 especies pertenecientes a 5 géneros y reseñan a *E. anguillae* en los hospedadores *Anguilla anguilla*, *A. australis*, *A. dieffenbachii* y *A. rostrata*.

Posteriormente, Levine (1984a) sitúa el nuevo género, *Epieimeria*, dentro de la familia *Cryptosporidiidae* junto con el género *Cryptosporidium*, basándose en que la característica más importante, según el autor, que diferencia la familia es la localización epicelular de la merogonia y gamogonia.

Molnár & Baska, en 1986, en un estudio microscópico del coccidio, observan que los estados merogónicos y gamogónicos se desarrollan en una vacuola parasitófora, la cual esta embebida en la célula intestinal hasta la mitad y la otra mitad sobresale hacia el lumen intestinal. Esta vacuola se encuentra rodeada por una sola membrana, aunque la parte que rebasa al lumen esta cubierta, además, por la membrana celular.

Por otra parte, estos autores discuten con Levine (1984a), indicando que aunque la situación del ciclo a nivel celular coincide con la del género *Cryptosporidium*, no es suficiente razón para excluir al género *Epieimeria* de la familia Eimeriidae, ya que hay que tener también en cuenta la notable diferencia en la estructura del ooquiste entre los dos géneros.

Nuevas referencias sobre distribución de *E. anguillae* aparecen en la literatura científica. Jastrzebski (1984a) describe por primera vez en Polonia este coccidio en anguilas europeas pescadas en los lagos Mamry y Sunowo. Carvalho-Varela *et al.* (1984a, b) citan *E. anguillae* en anguilas de una piscifactoría del centro de Portugal.

Molnár & Rohde (1988) en un estudio donde describen nuevos coccidios de peces de agua dulce, identifican por primera vez en Australia *E. anguillae* en *Anguilla reinhardti* y *A. australis*. El estudio se realizó en el río Clarence, al oeste del Victoria. En total se examinaron 15 ejemplares de *A. reinhardti* de los cuales 3 estaban infectados y 12 de *A. australis* de los que 5 estaban parasitados. Los ooquistes se localizaron en el ciego pilórico y en el intestino.

E. isabellae aparece en el intestino medio del congrio, *Conger conger*. Presenta unos ooquistes irregularmente redondeados con cuerpo subestiedal en forma de lente. Los esporozoítos tienen forma de "C" (Lom & Dyková, 1982).

E. loma es descrita por primera vez por Daoudi *et al.* en 1987. Este coccidio se localiza en el epitelio del ciego pilórico del pez marino *Scorpaena porcus*. Se diferencia de las otras tres especies de la familia por el tamaño del ooquiste y por la forma elipsoidal de los esporocistos.

Y finalmente señalar que se debe a Daoudi *et al.* (1989) el hallazgo de *E. puytoraci* en el intestino anterior de *Symphodus tinca*.

Género *Octosporella* Rau & Ragavachari, 1942

Diagnos

Ooquistes con 8 esporocisto, cada uno de los cuales con 2 esporozoítos en el interior. Tres especies descritas en peces.

Especies del género *Octosporella* en peces

De las tres especies descritas en peces, dos de ellas fueron localizadas en *Notemigonus crysoleucas* y una en *Notropis cornuttus*. Ambos hospedadores procenden del lago Ontario en Canadá. *O. notropis* Li & Desser, 1985 aparece en epitelio intestinal, bazo y vejiga natatoria de *N. cornuttus*. Se caracteriza por presentar ooquistes esféricos con un diámetro de 20 µm en cuyo interior aparece un residuo ooquistico formado por numerosos gránulos dispersos. Los esporocistos son elongados en forma de huso con un tamaño de 16,5 x 4 µm. En su interior aparecen dos esporozoitos que yacen paralelos.

2.3.3.- Orden HYMENOSTOMATIDA Delange & Hérouard, 1996

Presentan una ciliatura oral distinta a la ciliatura somática. Cavidad bucal equipada con una membrana paraoral ondulante y tres extensiones menores denominadas membranelas. Citostoma en el extremo inferior del surco oral conduce a una citofaringe de forma tubular. La película se encuentra cubierta uniformemente de cilios o éstos pueden quedar restringidos a ciertas zonas. Aparecen formas de vida libre, ectozoicos y endoparásitos.

2.3.3.1.- Suborden OPHRYOGLENINA Canella, 1964

La cavidad bucal se abre en la zona inferior de una profunda depresión denominada área prebucal, la cual se encuentra densamente cubierta con el final anterior arqueado de las cinetias del lado derecho de la célula. Cercano a la cavidad bucal yace un orgánulo refringente y cristalino en forma de "vidrio de reloj". Cilios largos y uniformes. Ciclo biológico polimórfico; los estados histiófagos, trofontes, se alimentan de células epiteliales o sanguíneas de invertebrados acuáticos o peces; las formas proliferativas, tomontes, dan lugar a los tomitos por división, que serán liberados como terontes, los cuales buscan un nuevo hospedador para desarrollarse como nuevos trofontes.

2.3.3.1.1.- Familia ICHTHYOPHTHIRIIDAE Kent, 1881

Los trofontes viven sobre los tejidos de los peces y pueden alcanzar más de 1mm de tamaño. Tomontes forman alrededor de 2.000 tomitos. La familia contiene dos géneros: *Ichthyophthirius* e *Ichthyophthirioides*.

Género *Ichthyophthirius* Fouquet, 1876

Diagnos

La división en el interior del quiste proliferativo produce tomitos de igual tamaño. Presentan un vestíbulo bucal subapical con poco desarrollo de la ciliatura. Tienen un único macronúcleo y micronúcleo. Una sola especie.

Morfología

El trofote de *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876, única especie del género, presenta un cuerpo celular oval o esférico con un diámetro que varía entre 0,05 y 1mm, dependiendo del estado de crecimiento en el que se encuentre. Toda la célula se encuentra uniformemente ciliada y en la porción anterior y ligeramente protáctil aparece el citostoma. El macronúcleo tiene forma de herradura y se observa fácilmente, excepto cuando el cuerpo se encuentra repleto de vacuolas fagocitarias. Junto a éste, se observa, con dificultad, un micronúcleo pequeño y redondeado (Freitas & Martins, 1983). El citoplasma se presenta ligeramente granuloso, por la presencia de numerosas vacuolas lipídicas o de glucógeno.

Durante el periodo de crecimiento en el tejido del hospedador, el trofote puede alcanzar, excepcionalmente, 1,5 mm de diámetro, incrementando su volumen en unas 3.000 veces. Por un complicado proceso de división, las cinetias meridionales proliferan en número superando las 2.000. El área prebucal se incrementa, pareciendo un cilindro invertido alineado con hasta 15 cinetias que se cierran para formar círculos completos, debajo de los cuales los orgánulos bucales especializados, si persisten todavía, son totalmente insignificantes (Lom & Dyková, 1992).

El teronte, fase infectiva del ciliado, se caracteriza por presentar un cuerpo celular elongado, con un tamaño de 25-70 x 15-22 μm , y cubierto por 36 a 48 cinetias meridionales que convergen anteriormente alrededor de las suturas pre y posoral. La sutura preoral forma una cresta pelicular, la cual se fusiona con los anillos intercinetiales, que está levantada en un punto denominado *perforatorium*, el cual interviene en la penetración en el tejido del hospedador. Debajo de la sutura preoral, se abre la cavidad prebucal de 4-5 μm de diámetro y 5-6 μm de profundidad.

Sobre aspectos ultraestructurales de la morfología de *I. multifiliis*, podemos citar de la literatura científica algunos trabajos que discuten: el sistema de la vacuola contráctil

(Mosevitch, 1965); la estructura oral, vacuola contráctil y la pared celular (Roque *et al.*, 1967); los cinetodesmos (Lom & Corliss, 1971); los cambios nucleares durante el ciclo celular (Hauser, 1972, 1973); la vacuola contráctil y la membrana celular (Chapman & Kern, 1983); o la morfología de la pared del tomonte (Ewing *et al.*, 1983).

Ciclo biológico

El ciclo biológico de *I. multifiliis* comprende un pequeño estado migratorio, el teronte, el cual infecta al hospedador. Después del contacto con el hospedador, el teronte comienza a alimentarse y crecer transformándose en lo que se denomina trofonte. El trofonte que se localiza normalmente en la piel y branquias del pez parasitado, cuando ha alcanzado un tamaño adecuado, se libera del tejido en el que se encuentra y se enquistas en el sustrato como un tomonte. En el interior del quiste, el tomonte comienza a dividirse en una serie de 10 a 11 divisiones transversales para producir tomitos que, más tarde, romperán la pared quística para transformarse en terontes de nuevo y así emprender de nuevo el ciclo. Lámina II.

La duración de cada estado en el ciclo biológico, su número y tamaño, depende de la temperatura ambiental al que éste se desarrolle (Bauer, 1958; Wagner 1960). El periodo de tiempo que transcurre en completar el ciclo es de 2,5 a 7, 5 días a una temperatura de 23-24 °C sin intervalos grandes respecto a estos valores (Parker, 1965).

Relación parásito-hospedador

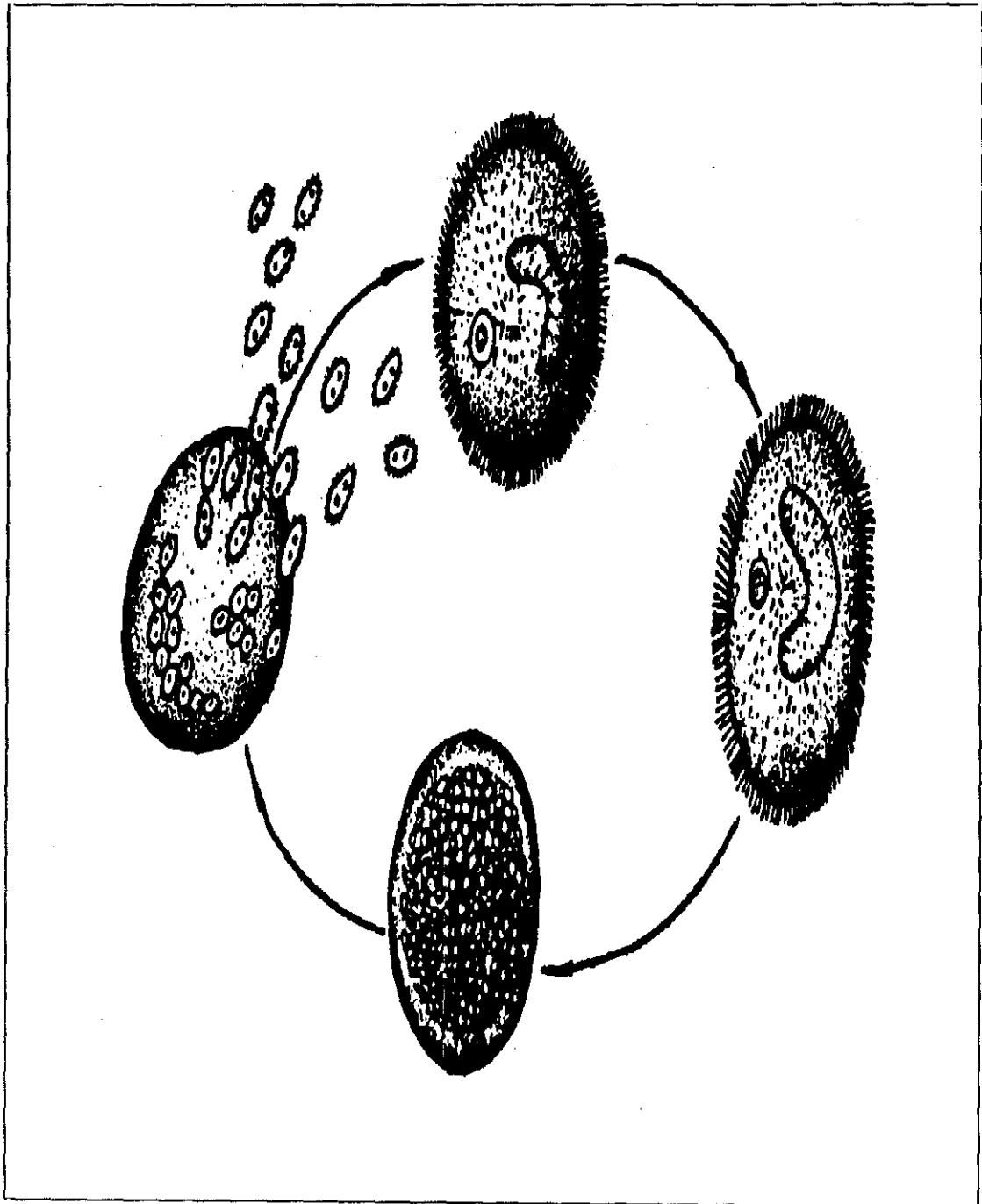
I. multifiliis es un ectoparásito peligroso para cualquier especie piscícola de agua dulce. Este protozoo es el responsable de lo que denominan los acuicultores como "enfermedad del punto blanco" o ichthyophthiriosis.

El primer síntoma de una infección por *I. multifiliis* aparece a los 3 días y es un cambio en el comportamiento del pez, que comienza a moverse agitadamente y a frotarse con las paredes del estanque en el que se encuentra. Más tarde, de 4-7 días postinfección, comienza a inflamarse el epitelio tegumentario, con exceso de mucosidad.

Del día 8 al 12 la superficie revela numerosas pústulas blanquecinas macroscópicas, que son los trofontes ya desarrollados penetrando bajo la epidermis. A partir del día 12, el pez puede presentar letargia, la epidermis comienza a reaccionar y produce las típicas lesiones granulomatosas blanco-grisáceas acompañadas de necrosis.

LÁMINA II

CICLO BIOLÓGICO DE *Ichthyophthirius multifiliis*



En las branquias pueden llegar a destruir las laminillas secundarias y provocar su disfunción. También puede invadir los ojos produciendo ceguera. La situación suele complicarse con infecciones secundarias y a los 20-26 días se puede producir la muerte del pez (Lom & Dyková, 1992).

Ventura & Paperna (1985) estudiaron las infecciones por este ciliado en varios peces hospedadores de regiones geográficas diversas y no observaron cambios histológicos significativos en infecciones primarias bajas o moderadas, pero en infecciones subsiguientes aparecía una respuesta proliferativa, y en reinfecciones repetidas necrosis celular masiva, e incluso lisis del tejido epitelial.

Especies del género *Ichthyophthirius* en peces

La única especie del género, *I. multifiliis*, tiene probablemente una distribución cosmopolita, aunque se cree que en algunas regiones este parásito ha sido introducido, como por ejemplo en Indonesia. Es conocido desde la dinastía Sung (964-1126 d. de C.) y en Europa se reseñó por vez primera en peces de acuario en Hamburgo.

Puede afectar a peces de agua dulce de cualquier familia. En España se ha reseñado en ciprinidos y truchas, tanto en ríos como en piscifactorías (Cordero del Campillo & Álvarez-Pellitero, 1974).

En numerosos trabajos científicos europeos ha sido citado este ciliado en *Anguilla anguilla*. En Hungría, Molnár (1979b) y Molnár & Sövényi (1984). A Møllergaard & Dalsgaard (1987) y Koie (1988a, b) se debe la información sobre esta protozoosis en Dinamarca. Y por último, existen también algunos trabajos portugueses, como los de Carvalho-Varela *et al.* (1981) y Saraiva & Chubb (1989), acerca de este holotrico.

2.3.4.- Orden BIVALVULIDA Shulman, 1959

Diagnosis

Se caracteriza por presentar trofozoítos de forma ameboide, que contienen su propio núcleo vegetativo y células germinativas productoras de esporas multicelulares. Los trofozoítos varían desde pseudoplasmodios uninucleados hasta plasmodios microscópicos que contienen numerosas esporas. La espora contiene un esporoplasma, dos cápsulas polares (a veces cuatro o raramente una) y dos valvas unidas en la línea sutural. Presentan autogamia que se desarrolla en el esporoplasma antes o inmediatamente después de salir. Incluye parásitos histozoicos (intercelulares, algunas veces intracelulares) o celozoicos de peces principalmente, ocasionalmente de anfibios y reptiles, y excepcionalmente de invertebrados. Algunos inocuos pero otros, principalmente los histozoicos, seriamente patógenos para peces.

Aspectos taxonómicos

La posición taxonómica de los mixosporidios en el reino animal ha sido objeto de considerable controversia. Fueron descubiertos en 1838 por el científico alemán Müller quien los denominó "esporospermos". El término "myxosporidio" fue empleado por primera vez por Bütschli en 1880, quién, además, fue el primero en describir correctamente la fase de trofozoito y su estructura.

Bütschli (1881) incluye a los mixosporidios en la clase Sporozoa, actual phylum Apicomplexa.

En 1910, se considera a un nuevo grupo de organismos dentro de los Cnidosporidia, los Actinomyxidia descubiertos por el científico checoslovaco Stolc en 1899. En posteriores clasificaciones, Myxosporea, Actinosporea y Microspora estuvieron muy relacionados, incluyéndose en los Cnidosporidia, debido a la presencia de esporas con filamentos polares y esporoplasmas ameboideo.

La clase Myxosporidea Bütschli, 1881 caracterizada por presentar esporas de origen multicelular fue incluida junto con la clase Microsporidea en el subphylum Cnidospora. El orden Myxosporida Bütschli, 1881 caracterizado por presentar esporas con uno o dos esporoplasmas y uno a seis corpúsculos polares y valvas se incluyó en la clase Myxosporidea.

Tripathi en 1948 consideró dentro del orden Mixosporida Bütschli, 1881 clase Cnidosporidia Doflein, 1901, dos subórdenes:

1º) Suborden Unipolarina Tripathi, 1948 emend. Con uno a seis cápsulas polares con filamentos fijos cerca o en superficie anterior de la espora.

2º) Suborden Bipolarina Tripathi, 1948 emend. Con dos cápsulas polares ampliamente separadas con los filamentos fijos en o cerca de cada extremo de la espora y no en la superficie anterior.

Shulman (1959) propuso dos órdenes dentro de la clase Myxosporidia Bütschli, 1881: Orden Bivalvulida Shulman, 1959 con esporas de dos valvas y el orden Multivalvulida Shulman, 1959 con esporas de tres o más valvas.

Dentro del Orden Bivalvulida Shulman, 1959 se incluyeron tres subórdenes:

1º) Suborden Bipolarina Tripathi, 1948. Con cápsulas polares en los extremos opuestos de la espora, o con cápsulas polares ampliamente divergentes localizadas en el plano sutural.

2º) Suborden Eurysporina Kudo, 1920. Con esporas con dos a cuatro cápsulas polares en un polo dispuestas perpendicularmente en el plano sutural.

3º) Suborden Platysporina Kudo, 1920. Con dos cápsulas polares en un polo, en el plano sutural.

Honigberg (1964) considera a los mixosporidios pertenecientes al phylum Protozoa subphylum Cnidospora. El subphylum Cnidospora fue entonces separado del subphylum Sporozoa Leuckart, 1879 dentro del cual se encuadraba.

Dos revisiones de la taxonomía de los Cnidospora, realizadas por Sprague en 1966 y 1969, apuntaron que no existían afinidades reales entre los Mixosporidea y Microsporidea. El único parecido era la presencia de un filamento polar enrollado en las esporas, pero esta estructura era funcional y morfológicamente distinta en ambas clases y por tanto esta característica no debería usarse como criterio taxonómico válido.

En 1977, la clase Microsporea pasó a ser el phylum independiente Microspora.

Levine *et al.*, en 1980, realizaron una exhaustiva revisión taxonómica del phylum Protozoa, que dio como resultado el desdoblamiento de este último en siete phyla independientes, de los cuales uno de ellos es el phylum Myxozoa Grassé, 1970. Este incluye a la clase Myxosporea Bütschli, 1881 y a la clase Actinosporea Noble, 1980.

Esta clasificación que pretendía ser una taxonomía que reflejara también la filogenia de este grupo, que se mantuvo vigente durante 25 años, y aunó las clasificaciones de Kudo (1930) y de Tripathi (1948) dejando totalmente de lado la propuesta por Meglitsch en 1970.

Esta afirmación se ha mantenido en los últimos trabajos taxonómicos entre los que se encuentran los de Lom & Noble (1984), Mehlhorn (1988), Margulis *et al.* (1990) y Lom & Dyková (1992). Aunque recientemente Wolf & Markiw (1984), al clarificar el ciclo vital de *Myxobolus cerebralis*, han demostrado que los protozoos encuadrados en las clases Actinosporea y Myxosporea son dos estadios vitales de un único organismo. Esta interpretación, ya respaldada por posteriores estudios (El-Matbouli *et al.*, 1992), permite considerar la posibilidad de que la taxonomía del phylum Myxozoa deba de ser revisada.

La clasificación actual de la clase Myxosporea se basa en la revisión del trabajo de Shulman (1966) realizada por Lom & Noble, en 1984. Se apoya también básicamente en la morfología de la espora y se le han introducido cambios y mejoras para hacerla menos arbitraria, dejando en segundo plano una clasificación de tipo filogenético.

Los aspectos taxonómicos considerados son: número de valvas; número de cápsulas polares, su posición relativa en el plano de sutura y su orientación con respecto al polo en el que se abren; número de esporoplasmas; ornamentación de las valvas; tamaño de la espora y de sus componentes y tipo de sutura.

Lom en 1990, introduce unos cambios en esta clasificación básica que son, en relación al orden Bivalvulida:

- a) El género *Hoferellus* Berg, 1892 pasa de la familia Myxobolidae Thélohan, 1892 a formar parte de la familia Sphaerosporidae Davis, 1917.
- b) Desaparece el género *Mitraspora* Fujita, 1912 anteriormente perteneciente a la familia Sphaerosporidae Davis, 1917.

c) Dentro de la familia Myxobolidae Thélohan, 1892 se incluyen dos nuevos géneros *Lomosporus* Sushma & Khera, 1988 y *Spirosuturia* Chen & Hsieh, 1987.

d) Considera una nueva familia Septemcapsulidae Hsieh & Chen, 1984 con un único género *Septemcapsula* Hsieh & Chen, 1984.

En 1992, Lom & Dyková introducen una serie de modificaciones a la clasificación anteriormente mencionada:

a) En primer lugar, dentro de la familia Ortholineidae Lom y Noble, 1984 incluyen el género *Triangula* Chen & Hsieh, 1984 caracterizado principalmente, por presentar esporas triangulares, redondeadas, más ensanchadas anteriormente. Corpúsculos polares subesféricos y ser histozoicos de peces de agua dulce.

b) En la familia Sinuolineidae Shulman, 1959 se contemplan tres nuevos géneros: *Paramyxoproteus* Wierzbicka, 1986 que difiere de *Bipteria* en que presenta meridionalmente una proyección valvar en forma de quilla dura. La línea de sutura discurre oblicuamente al plano de los dos corpúsculos polares. Se ha aislado de la vesícula urinaria de peces marinos.

c) *Noblea* Kovaleva, 1989 caracterizado por presentar dos engrosamientos adheridos, pero ligeramente levantados en el extremo anterior de la espora, así como dos membranas ondulantes en forma de quilla a lo largo de la línea de sutura.

d) El otro género es *Neobipteria* Kovaleva, Gaevskaya & Krasin, 1986, que presenta una extensión en forma de quilla a lo largo de la línea sutural. Como el género anteriormente citado, parasita la vesícula urinaria de peces marinos.

e) En la familia Ceratomyxidae Doflein, 1899 figura un nuevo género *Meglitschia* Kovaleva, 1988, que difiere de *Ceratomyxa* en que la espora presenta forma de "V", con los corpúsculos polares dispuestos casi axialmente en cada valva. Se ha observado en la vejiga natatoria de peces marinos.

f) La familia Auerbachiiidae Evdokimova, 1973; la familia Alatosporidae Shulman, Kovaleva & Dubina, 1979 y la familia Parvicapsulidae Shulman, 1953 son incluidos en el suborden Variisporina Lom & Noble, 1984. En la taxonomía anterior se situaban dentro de la clase Actinosporea Noble, 1980.

g) Dentro de la familia Myxobolidae Thélohan, 1892 se consideran 13 géneros, 3 de ellos nuevos. *Laterocaudata* Chen & Hsieh, 1984 con esporas de idéntica estructura a las del género *Myxobolus* excepto por la proyección larga, fina y curvada, hendida al final, que se origina posterolateralmente en la línea sutural del borde de las valvas. *Hennegoides* Lom, Toguthai & Dyková, 1991 que presenta esporas asimétricas con apéndices caudales no axiales. *Tetrauronema* Wu, Wang & Jiang, 1988 con esporas del tipo de *Myxobolus* pero con un corto proceso posterior y 4 finas proyecciones dispuestas simétricamente.

h) Por último, el género *Lomosporus* Gupta & Khera, 1988 ha pasado a ser sinónimo de *Neothelohanellus* Das & Haldar, 1986.

La sistemática actual del orden Bivalvulida, siguiendo a Lom & Dyková (1992), es la siguiente:

Phylum MYXOZOA Grassé, 1970.

Clase MYXOSPOREA Bütschli, 1881.

Orden BIBALVULIDA Shulman, 1959.

Suborden SPHAEROMYXINA Lom & Noble, 1984.

Familia SPHAEROMYXIDAE Lom & Noble, 1984.

Género *Sphaeromyxa* Thélohan, 1892.

Suborden VARIISPORINA Lom & Noble, 1984.

Familia MYXIDIIDAE Thélohan, 1892.

Género *Myxidium* Bütschli, 1882.

Género *Zschokkella* Auerbach, 1910.

Género *Coccomyxa* Léger & Hesse, 1907.

Familia ORTHOLINEIDAE Lom & Noble, 1984.

Género *Ortholinea* Shulman, 1962.

Género *Neomyxobolus* Chen & Hsieh, 1960.

Género *Triangula* Chen & Hsieh, 1984.

Familia SINUOLINEIDAE Shulman, 1959.

Género *Sinuolinea* Davis, 1917.

Género *Davisia* Laird, 1953.

Género *Myxoproteus* Doflein, 1898.

Género *Bipteria* Kovalava, Zubchenko & Krasin, 1983.

Género *Shulmania* Kovalava, Zubchenko & Krasin, 1983.

Género *Paramyxoproteus* Wierzbicka, 1986.

- Género *Neobipteria* Kovaleva, Gaevskaya & Krasin, 1986.
 Género *Noblea* Kovaleva, 1989.
 Familia FABESPORIDAE Naidenova, 1969.
 Género *Fabespora* Naidenova & Zaika, 1969.
 Familia CERATOMYXIDAE Doflein, 1899.
 Género *Leptotheca* Thélohan, 1895.
 Género *Ceratomyxa* Thélohan, 1892.
 Género *Meglitschia* Kovaleva, 1988.
 Familia SPHAEROSPORIDAE Davis, 1917.
 Género *Sphaerospora* Thélohan, 1892.
 Género *Hoferellus* Berg, 1898.
 Género *Wardia* Kudo, 1919.
 Género *Palliatius* Kovaleva & Dubina, 1979.
 Género *Myxobilatus* Davis, 1944.
 Familia CHLOROMYXIDAE Thélohan, 1892.
 Género *Chloromyxum* Mingazzini, 1890.
 Género *Caudomyxum* Bauer, 1948.
 Género *Agarella* Dunkerly, 1915.
 Familia AUERBACHIIDAE Evdokimova, 1973
 Género *Auerbachia* Meglitsch, 1960.
 Género *Globospora* Lom, Noble & Laird, 1975.
 Familia ALASTOPORIDAE Shulman, Kovaleva & Dubina, 1979.
 Género *Alastospora* Shulman *et al.*, 1979.
 Género *Pseudoalastospora* Kovaleva & Gaevskaya, 1983.
 Familia PARVICAPSULIDAE Shulman, 1953.
 Género *Parvicapsula* Shulman, 1953.
 Género *Neoparvicapsula* Gaevskaya, Kovaleva & Shulman, 1982.
 Suborden PLATYSPORINA Kudo, 1920.
 Familia MYXOBOLIDAE Thélohan, 1892.
 Género *Myxobolus* Thélohan, 1882.
 Género *Henneguya* Thélohan, 1892.
 Género *Thelohanellus* Kudo, 1933.
 Género *Unicauda* Davis, 1944.
 Género *Dicauda* Hoffman & Walker, 1978.
 Género *Phlogospora* Qadri, 1962.
 Género *Neohenneguya* Tripathi, 1953.
 Género *Trigonosporus* Hoshina, 1952.

Género *Neothelohanellus* Das & Haldar, 1986.

Género *Spirosuturia* Chen & Hsieh, 1984.

Género *Laterocaudata* Chen & Hsieh, 1984.

Género *Hennegoides* Lom, Tonguthai & Dyková, 1991.

Género *Tetrauronema* Wu, Wang & Jiang, 1988.

Morfología

a) Espora

La espora es en realidad un estadio pluricelular que consta de células diferenciadas. Típicamente se pueden distinguir entre células somáticas y células germinativas o sexuales. Los elementos somáticos son las células valvogénicas, que darán lugar a las dos valvas, y las células capsulogénicas, que darán lugar a 1-4 cápsulas polares. Los elementos germinativos están constituidos por las células esporoplasmogénicas, que generan el esporoplasma, que contiene dos núcleos (Lom & Puytorac, 1965; Lom & Vavra, 1965; Lom, 1969; Schubert, 1968).

La forma y estructura de la espora es variable y depende de la especie. El tamaño oscila entre 10 y 20 μm , aunque puede alcanzar los 98 μm como el caso de la espora de *Myxidium giganteum*.

La espora es la fase de dispersión y a la vez de resistencia del parásito. En ella, cada uno de los componentes cumple una función (Sitja, 1991).

Las valvas, que están unidas por la línea de sutura, protegen los esporoplasmas y las cápsulas polares, y condicionan, en mayor o en menor medida, la posibilidad de alcanzar el hospedador.

Los esporoplasmas, denominados por algunos autores como gérmenes infectantes ameboideos, aseguran la continuación de la vida de las especies.

Las cápsulas polares, que contienen en su interior un filamento polar enrollado en espiral, contribuyen a la fijación de la espora y a la apertura de las valvas en un lugar definido, que facilite su dispersión. Esto es posible a que dicho filamento es capaz de sufrir una rápida extrusión.

En algunos esporoplasmas pueden aparecer reservas de polisacáridos en forma de partículas de β -glucógeno, que son concentradas en una vacuola denominada "vacuola iodófila". Estas vacuolas se presentan en esporas del género *Myxobolus* o *Hennenguya* y pueden desaparecer a los pocos días de que el mixosporidio abandone el hospedador.

Las valvas pueden presentar modificaciones en forma de apéndices, capas mucosas o anillos, que intervienen, probablemente, en asegurar la dispersión en el medio acuático.

Las cápsulas polares tienen una doble pared, que se continúan en el filamento polar. La configuración del filamento polar es importante en la diferenciación de especies. Por ejemplo, en el género *Sphaeromyxa* el filamento presenta numerosas espirales con forma de zig-zag.

Se han establecido dos teorías que describen el mecanismo de expulsión del filamento polar. La primera indica que en la cápsula polar existe una sobrepresión, originada en la capsulogénesis, y cuando la espora se encuentra en el tracto digestivo del hospedador, la acción enzimática erosiona el orificio de la cápsula liberando el filamento. La segunda teoría señala que la extrusión del filamento polar es un proceso activo en el que intervienen proteínas contráctiles que dependen de Ca^{2+} (Uspenskaya, 1982).

b) Trofozoito

Las formas vegetativas de los mixosporidios están representadas por los trofozoitos, que pueden adoptar la forma de plasmodios o pseudoplasmodios de diverso tamaño y forma. Algunos pueden llegar a alcanzar un tamaño detectable a simple vista, incluso de varios cm (*Sphaeromyxa maiyai* o *Myxobolus pfeifferi*). Pueden ser redondos, ovales o irregulares y ameboideos, incluso con lobópodos que pueden llegar a alargarse o ramificarse hasta parecer filópodos.

Los trofozoitos histozoicos son inmóviles, redondeados y firmemente acoplados al tejido del hospedador. Los trofozoitos celozoicos suelen ser móviles mediante corrientes endoplasmáticas o pseudopodios.

Los estudios realizados al microscopio electrónico del trofozoito en muchas especies han confirmado las interpretaciones que se hicieron a microscopio óptico sobre la naturaleza multinucleada de estos estados. Dentro del trofozoito se pueden distinguir los elementos

somáticos y germinativos. Los segundos se diferencian fácilmente ya que aparecen como células discretas en el plasmodio plurinucleado.

En los trofozoitos, el ectoplasma está rodeado por una membrana unitaria, que puede formar microvilli o papilas para incrementar su superficie. Además, presenta vesículas pinocíticas que aparecen en mayor número en especies histozoicas que celozoicas. En formas celozoicas parece ser que toda la superficie del ectoplasma tiene la capacidad de absorber nutrientes, aunque también es común encontrar finos túbulos o canales en forma de haces que están unidos a la membrana externa y que tienen la misma facultad (Lom, 1969).

La estructura de la superficie de las formas vegetativas está íntimamente relacionada con su modo de nutrición (Sitjá-Bobadilla, 1991). Los mixosporidios no son aerobios ni anaerobios estrictos. Uspenskaya (1982) describe todos los tipos de nutrición posible.

A veces la membrana del plasmodio se encuentra rodeada de una cápsula derivada de la reacción del hospedador, y que muchos autores han considerado erróneamente como parte integrante del parásito.

El endoplasma es granular y fuertemente vacuolado. Entre las vacuolas hay mitocondrias, aparato de Golgi, inclusiones lipídicas, retículo endoplasmático liso y núcleos somáticos asociados a la actividad vegetativa de los trofozoitos. También podemos encontrar varios estados de la esporogénesis.

Ciclo biológico

Como ya se ha apuntado inicialmente, todavía hoy existen aspectos del ciclo vital de los mixosporidios pendientes de clarificación. La falta de conocimiento se debe no tanto a una investigación inadecuada como a las dificultades que entraña su estudio.

Hasta la aparición del microscopio electrónico y los primeros trabajos sobre ultraestructura de los mixosporidios (Grassé, 1960), los estadios de su ciclo vital y su evolución debían trazarse a partir de preparaciones teñidas, comparando distintas imágenes estáticas al microscopio óptico. Como es de esperar, esto da lugar a múltiples y contradictorias interpretaciones de la misma imagen y confiere un acusado subjetivismo al observador.

No existe una teoría aceptada universalmente sobre el ciclo vital de los mixosporidios. No obstante, expondremos en primer lugar la versión más sencilla, y dejaremos los aspectos de controversia para su discusión al final del apartado.

La interpretación del ciclo vital de los mixosporidios aceptada hasta finales de los setenta se basa en dos premisas:

- El esporoplasma, una vez liberado de la espora, alcanza el órgano donde se localiza la infección, y se desarrolla e inicia la esporogénesis.
- La transmisión de las esporas es directa.

Este modelo de ciclo holoxeno comienza cuando la espora es ingerida por el pez y llega al tracto digestivo. En el intestino los filamentos polares se desenvainan, por los mecanismos antes mencionados, las valvas se abren y el esporoplasma es liberado. El esporoplasma emergido puede migrar a través del conducto biliar hasta ubicarse en la vesícula biliar, o bien penetrar a través del epitelio intestinal y alcanzar el sistema circulatorio, desde donde alcanza el órgano diana.

A partir de este punto, las opiniones empiezan a diverger. En los esporoplasmas binucleados, se cree que, tras su emergencia, se produce un proceso de autogamia o fusión de los núcleos originando una célula uninucleada. Sin embargo, en el caso de las esporas con dos esporoplasmas uninucleados, la fusión resulta de la unión, tanto de los citoplasmas como de los núcleos. En las esporas con un pequeño esporoplasma incluido en otro de mayor tamaño, se ha barajado la posibilidad de un proceso sexual tras la emergencia (Sitjá-Bobadilla, 1991).

Una vez se ha formado la célula diploide existen dos posibles formas de esporogénesis, según Lom & Dyková (1992):

- 1ª) En los mixosporidios con trofozoítos mono o dispóricos se forma un pseudoplasmodio con un núcleo vegetativo y varios núcleos generativos o esporogénicos que darán lugar a las esporas, sin la formación de un pansporoblasto. Es el caso de los géneros *Ceratomyxa* (Yamamoto & Sanders, 1979) o *Sphaerospora* (Lom *et al.*, 1982, 1985a, b; Desser *et al.*, 1983). En algunas especies histozoicas poliespóricas del orden Multivalvulida, como *Kudoa lunata*, las células esporogónicas

se dividen para producir esporoblastos sin la formación de pansporoblastos (Lom & Dyková, 1988).

2ª) En los mixosporidios con trofozoitos poliespóricos, histozoicos o celozoicos, las esporas se desarrollan con la formación de un pansporoblasto. Este se origina por la asociación de dos células generativas. Una de ellas, la periférica, envuelve a la otra, la esporogénica. La célula envolvente, pericito, no se divide y se mantiene como una envoltura alrededor de la esporogénica, que se divide hasta producir las 10 células necesarias para dar lugar a dos esporoblastos o a veces uno. Este fenómeno se ha descrito en los géneros *Myxobolus*, *Henneguya*, *Thelohanellus*, *Sphaeromyxa*, *Hoferellus* o *Zschokkella*.

Ya sea de uno u otro modo, las esporas formadas sufren un proceso de maduración hasta que son expulsadas del esporoblasto y están listas para infectar un nuevo hospedador.

Respecto al ciclo nuclear, Uspenskaya (1976, 1982) indica que los mixosporidios poseen un ciclo complejo diplohaplonte, con alternancia de fases diploides y haploides con meiosis intermedias, mientras que la mitosis es intranuclear y acéntrica.

La fase diploide está representada por el trofozoito, que se multiplica asexualmente por bipartición. Representa la fase de aglomeración. Dentro de él se diferencian núcleos vegetativos y generativos. Los primeros son tetraploides y su multiplicación tiene lugar dentro del plasmodio, en el citoplasma común (Uspenskaya, 1984). Los núcleos generativos son diploides y están separados dentro de las células generativas o germinativas, que son análogas a las células sexuales de los organismos multicelulares.

Durante la esporogénesis, tanto los núcleos generativos como sus células correspondientes se dividen. Al principio de este proceso la división es mitótica y, más tarde tiene lugar la meiosis, dando lugar a células haploides que formarán la espora.

Así la espora representa la fase haploide del ciclo, y asegura la conservación del cariosoma.

Recientemente este modelo de ciclo holoxeno basado en las dos premisas, antes expuestas, se ha puesto en duda debido a los hallazgos de diferentes investigadores.

Uno de estos hallazgos es la existencia de desarrollos extraesporogénicos. En el caso de *Sphaerospora renicola*, el ciclo sanguíneo comienza con una célula primaria que contiene una célula secundaria dentro de una membrana de tipo vacuolar. La célula primaria crece y la célula secundaria se divide produciendo 6 células más, las cuales, por división endógena, producen las células terciarias. Finalmente la célula primaria se desintegra, liberando las células secundarias, las cuales pueden comenzar el ciclo de nuevo (Csaba, 1976; Lom *et al.*, 1983). Otros ciclos extraesporogénicos de *Sphaerospora renicola* son los que se desarrollan en la vejiga gaseosa de las carpas (Kovacs-Gayer *et al.*, 1982) o en el *rete mirabile* de los ojos de espinosos (Lom *et al.*, 1991).

Otro caso es el descrito como proliferación en los axones de las neuronas cerebrales de algunos ciprínidos, en donde se localizaron células secundarias en el plasmodio del mixosporidio del género *Myxobolus*, con evidente distensión de los axones (Ferguson *et al.*, 1985; Lom *et al.*, 1989).

Sobre la segunda premisa que cumplía el modelo holoxeno, en la que la transmisión de las esporas era directa, Wolf & Markiw (1984) describieron un sorprendente fenómeno en el ciclo de transmisión del mixosporidio *Myxobolus cerebralis*, causante de la enfermedad del torneo en los salmónidos. Los citados autores demostraron experimentalmente que un oligoqueto tubífero interviene como hospedador intermediario en el ciclo biológico. Las esporas son incapaces de infectar directamente a los peces, aunque cuando son liberadas al medio acuático, si llegan al anélido, la infección se produce en él en forma de un actinosporidio, denominado *Triactinomyxon*. Este estadio es el verdadero agente infectivo de los salmónidos, durante tanto tiempo buscado.

Este modelo de transformación *Myxobolus-Triactinomyxon* ha sido, además, corroborado en *Myxobolus cerebralis* y *M. cotti* (El-Matbouli & Hoffmann, 1989, 1990, 1991).

Markiw (1989) realiza una variación en la forma de preinfiltración de los mixosporidios en los hospedadores, indicando que el actinosporidio al ponerse en contacto con la superficie del pez, libera el esporoplasma que atraviesa la epidermis de la piel.

De acuerdo con estos últimos resultados, los citados autores concluyeron que las formas descritas previamente como actinosporidios y mixosporidios, son estadios alternantes de un mismo organismo. Este hallazgo hace necesaria una revisión de la ya problemática taxonomía de los mixozoos (Wolf & Markiw, 1984; Corliss, 1984; Lom & Dyková, 1992).

Relación parásito-hospedador

Numerosos trabajos han estudiado la especificidad de los mixosporidios en relación al hospedador. Algunas especies son bastante específicas, mientras otras son capaces de parasitar un número elevado de peces de diferente especie.

La mayoría de las especies de mixosporidios suelen tener una localización bastante específica y definida en el hospedador. Pero algunos, como *Ceratomyxa shasta*, a pesar de tener una localización preferente en el intestino pueden llegar a distribuirse ampliamente entre los distintos órganos, produciendo lesiones de muy diversa consideración, hasta el punto de causar un 100% de mortalidad entre las truchas arcoiris (Noble, 1950).

Al igual que todos los organismos parásitos, los mixosporidios ejercen cierta influencia patogénica sobre sus hospedadores. Sin embargo, la naturaleza y el grado de dicha influencia se manifiestan de forma diferente dependiendo de múltiples factores: ciclo vital, ecología y biología del propio parásito; especie, edad y estado nutricional del hospedador y, en definitiva, su resistencia al parásito.

Aunque, generalmente, se consideran más patógenos a los mixosporidios histozoicos que a los celozoicos, en la mayoría de los casos, la influencia patogénica supone una alteración del órgano infectado, que puede manifestarse en formas y grados diversos.

Los mixosporidios pueden provocar cambios prominentes en la forma del órgano, asociado a hipertrofia y/o hiperplasia, que puede llegar a manifestarse externamente en la superficie corporal. Otros pueden alterar la función del órgano parasitado por invasión, necrosis o destrucción del tejido.

Aunque se han descrito mixosporidiosis en todo tipo de órganos y tejidos, existe una especial predilección por el aparato excretor y la vesícula biliar. No obstante, cuando los órganos vitales resultan afectados, la infección puede alcanzar repercusiones de mayor envergadura. La disfunción de algunos de ellos, como el hígado o el riñón, puede provocar efectos tóxicos de forma global en el hospedador, manifestándose con una sintomatología generalizada. En las branquias, cuando grandes zonas del epitelio branquial es invadido por los mixosporidios, se puede producir insuficiencia respiratoria o hemorragias por la rotura de los quistes.

La eutrofización del medio junto con otros factores ambientales favorece la aparición y distribución de estos parásitos. También se ha comprobado que el estrés y la superpoblación predisponen a los peces a una mayor susceptibilidad a la infección por mixosporidios (El-Matbouli *et al.*, 1992). Los peces capturados en aguas profundas marinas presentan un mayor número de especies parásitas, debido probablemente a factores de índole ecológico y nutricional. La distribución y mantenimiento de los parásitos no está influenciada por la temperatura, salinidad y/o cambios de presión (Noble & Collard, 1970).

2.3.4.1.- Suborden VARIISPORINA Lom & Noble, 1984

Diagnosis

El suborden Variisporina se caracteriza por presentar normalmente dos, algunas veces cuatro y raramente una cápsula polar, que ocupan una muy variada posición dentro de la espora. Si se localizan en un polo de la espora, no descansan únicamente en el plano sutural o lo hacen en el plano perpendicular a él. La mayoría son parásitos celozoicos de peces marinos.

Aspectos taxonómicos

Suborden creado por Lom & Noble (1984) y que reemplaza al suborden Bipolarina Tripathi, 1948 emend. Schulman, 1959 y al suborden Eurysporea Kudo, 1919 emend. Shulman, 1962.

Bipolarina y Eurysporea fueron dos subórdenes considerados por Shulman (1966) y que surgieron de una combinación de dos diferentes, por no decir opuestas, clasificaciones, la de Kudo (1930) y la de Tripathi (1948).

El suborden Bipolarina era un grupo muy heterogéneo y tan difícil de definir como fue el suborden Unipolarina Tripathi, 1948, taxón actualmente no válido. Meglitsch (1960) realizó un intento fallido de clasificar las especies en base a la bi o unipolaridad.

Examinando las características del suborden Bipolarina dadas por Shulman (1966) se aprecia que algunas de ellas no se cumplen realmente en los géneros incluidos. Así afirma que las esporas son simétricas radialmente, lo cual no es del todo cierto para los géneros *Davisia*, *Myxoproteus*, *Neomyxobolus*, *Ortholinea*, *Sinuolinea*, *Zschokkella* incluidos en dicho suborden. También considera que las cápsulas polares están situadas en los polos opuestos

de la espora, afirmación poco válida para *Davisia ophidii* Zaika, 1965 y *Sinuolinea sinuosa* Shulman, 1953 como ejemplos más destacados. La verdadera bipolaridad solo puede observarse con algunas restricciones, en los géneros inicialmente incluidos por Tripathi (1948), *Sphaeromyxa*, *Zschokkella*, y especialmente *Myxidium*. Por último concluye estableciendo la confusa característica de que las cápsulas polares descansan al mismo tiempo, a nivel de la línea sutural y también perpendicularmente a él, incluyéndose de este modo un grupo muy heterogéneo de especies. *Coccomyxa* con una única cápsula polar en un extremo es incluida en este suborden, si bien no hay que olvidar su posible relación con el género *Myxidium*.

Lom & Noble (1984) apoyan la creación del suborden Variisporina, además de por las razones anteriormente citadas, por la descripción de *Davisina newfoundlandia* Yoshino & Noble, 1973 que puede considerarse como un eslabón entre los Bipolarina y Eurysporea.

Desde el punto de vista filogenético existen indicios que sugieren una posible transición entre Bipolarina y Eurysporea, por tanto ambos grupos pueden unirse en un único suborden que sería una buena contrapartida al relativamente homogéneo suborden Platysporina Kudo, 1919.

2.3.4.1.1.- Familia MYXIDIIDAE Thélohan, 1892

Diagnosis

Presentan esporas de forma fusiforme, sigmoidea o semicircular. En vista lateral pueden tener forma elipsoidal o también semicircular. Poseen dos (*Coccomyxa* una) cápsulas polares localizadas en ambos extremos de la espora con un terminal o ligeramente lateral foramen cápsular. La línea sutural es recta, curvada o sigmoidea. La mayoría son parásitos celozoicos raramente histozoicos de peces marinos y de agua dulce.

Aspectos taxonómicos

Shulman (1959) incluyó cuatro géneros en esta familia: *Myxidium*, *Sphaeromyxa*, *Zschokkella* y *Coccomyxa*.

Esta clasificación ha permanecido vigente hasta 1984, año en el que Lom & Noble realizaron una ingente revisión de la Clase Myxosporea, que tuvo entre otras aportaciones la creación del Suborden Sphaeromyxina Lom & Noble, 1984 y de la Familia Sphaeromyxidae Lom & Noble, 1984 con un único género *Sphaeromyxa* Thélohan, 1892.

Esta innovación se realizó atendiendo a las peculiaridades del filamento polar, que a diferencia de cualquier otro Myxosporea no es tubular, sino plano y ancho en la base afilándose progresivamente hacia el extremo y disponiéndose plegado dentro de las cápsulas polares sin describir una espiral. A partir de esta revisión la familia incluye los géneros siguientes: *Myxidium*, *Zschokkella* y *Coccomyxa*.

Género *Myxidium* Bütschli, 1882

Diagnosis

Esporas fusiformes, ocasionalmente arqueadas en forma de media luna o espiralizadas en forma de "S". Valvas lisas o estriadas. Línea sutural biseccionando la espora. Dos cápsulas polares, generalmente piriformes situadas en los extremos de la espora; foramen cápsular en el plano sutural en o cerca del extremo de la espora. Esporoplasma binucleado localizado entre las cápsulas polares. Típicamente celozoicos, con estadios vegetativos en forma de plasmodios. Un reducido número son también histozoicos con formas quísticas vegetativas. Parásitos de peces de agua dulce y marinos, ocasionalmente de anfibios y reptiles. Cosmopolitas. Especie tipo: *M. lieberkuehni* Bütschli, 1882.

Sinónimo de *Myxidium* es *Cystodiscus* Lutz, 1889.

Especies del género *Myxidium* en peces

La primera especie de este género descrita fue *Myxidium lieberkuehni* Bütschli, 1882 en Alemania. Actualmente se han descrito más de una centena de ellas. Hay que destacar las descripciones rusas de Bykhovskhaya-Pavlovskaya *et al.* (1964) y de Shulman (1966).

Algunas especies muestran una alta especificidad de hospedador, pero otras se hallan ampliamente distribuidas, como es el caso de *M. incurvatum* o *M. rhodei*.

Las dos únicas revisiones de carácter mundial de este género son la de Kudo (1920) y la de Jayasri & Hoffman (1982). En esta última revisión se detalla la distribución geográfica, hospedadores y características definitorias de 116 especies del género *Myxidium* citadas hasta 1979.

Debido a este número tan elevado de especies descritas en peces, nos vamos a limitar a revisar las especies del género *Myxidium* citadas en anguilas, que es el objetivo de nuestro

estudio.

La primera especie descrita en la anguila europea, *Anguilla anguilla*, fue *Myxidium giardi*. Cépède (1906) obtuvo las esporas del riñón. En esta primera descripción, los valores morfométricos varían entre 9-10 x 5,5-6 µm para el tamaño de la espora y entre 3-5 x 2 µm en las dimensiones de las cápsulas polares. Las esporas presentaban de 9 a 11 estriaciones por valva.

Posteriormente, Ishii (1915a, 1916) describe una nueva especie *M. anguillae* en el mismo hospedador sin diferencias morfométricas respecto a *M. giardi*, aunque si en la localización de la infección que se producía en la dermis. Años más tarde, *M. anguillae* se consideró un sinónimo de *M. giardi*, ya que la localización de la infección no era suficiente razón para la diferenciación de dos especies (Hine, 1980a).

Son numerosos los trabajos en los que se cita al mixosporidio *M. giardi* como parásito de *Anguilla anguilla* en Europa. En Gran Bretaña (Copland, 1979, 1981a, b), Portugal (Peleteiro & Mendes, 1980; Saraiva & Chubb, 1989), Dinamarca (Koie, 1988a), Rusia (Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964), Chekoslovaquia (Schaferna & Jirovec, 1933, 1934; Lucky, 1957) Hungría (Molnár, 1979b) e Italia (Ghittino, 1978; Orecchia *et al.*, 1985).

M. giardi ha sido citado, además que en la anguila europea, en *Anguilla rostrata* (Meglitsch, 1937; Hanek & Molnar, 1974; Komourdjian *et al.*, 1977; Newman, 1977; Ghittino *et al.*, 1978; Field & Eversole, 1982, 1984), en *A. australis* y *A. dieffenbachii* (Hine, 1975b, 1978a, 1979), *A. japonica* (Schaferna & Jirovec, 1934; Hoshina, 1952; Matsui, 1972; Egusa & Honma, 1974) y en *A. mossambica*, *A. reinhardtii* y *A. bicolor pacifica* (Egusa & Honma, 1974).

En estos estudios, *M. giardi* se ha localizado en diferentes órganos del hospedador como son las branquias, riñón, hígado, vesícula biliar, vejiga natatoria, vejiga urinaria, tracto digestivo, músculo o piel. Las esporas presentan un número variable de estriaciones en las valvas, que van desde 9 a 15. Las medidas de la espora oscilan notablemente según la referencia, encontrándonos valores entre 6 y 15 µm para la longitud y entre 2,8 y 7 µm para la anchura máxima.

M. uchiyamae y *M. lentiforme*, sinónimo de *M. fusiforme*, fueron descritas por primera vez por Fujita, en 1927, en *Anguilla japonica*. *M. uchiyamae* se localiza en el riñón, las esporas no presenta estriaciones y tienen un tamaño de 13,5 x 8 µm, mientras las cápsulas polares

son de 6,5 μm . *M. lentiforme* se encuentra en riñón, las esporas son lisas de dimensiones 19 x 5 μm , mientras las cápsulas polares miden 4 μm .

Dos años después, en 1929, Fujita describe una nueva especie en *Anguilla japonica*. Las esporas de *M. matsui* fueron aisladas de la dermis y mostraban unas valvas con 5 a 6 estriaciones. El tamaño varía entre 12 y 13 μm de longitud y 7 μm de anchura.

Bohl (1968) cita a *M. truttae* en branquias, vesícula biliar y tracto digestivo de la anguila europea en Alemania. En este trabajo no señala ninguna medida de la espora, pero morfológicamente la describe sin estriaciones en las valvas.

Hine (1975) describe tres nuevas especies de *Myxidium* parasitas de *Anguilla australis* y *A. dieffenbachii*. De las tres especies reseñadas, dos, *M. zealandicum* y *M. serum*, resultaron posteriormente ser sinonimias de *M. giardi*, mientras *M. acinum* quedaría como la única nueva especie. *M. acinum* se localiza en las branquias y presenta esporas lisas de tamaño pequeño, entre 5,1 y 5,8 μm de longitud y entre 2,5 y 3,9 μm de anchura.

Hine (1980a) realiza una revisión de algunas especies de *Myxidium* en la anguila, sinonimizando *M. anguillae*, *M. enchelypterygii*, *M. illinoisense*, *M. serum* y *M. zealandicum* con *M. giardi*. En este mismo trabajo mantiene como especies del género *M. uchiyamae*, *M. lentiforme*, *M. matsui* y *M. acinum* y son descritas dos nuevas especies *M. durum* y *M. mindanaoensis*.

M. durum, parásita de *Anguilla australis*, presenta unas esporas estriadas de pequeño tamaño y de situación branquial. Los plasmodios enquistados son esféricos u ovoides de posición intralamelar o intracapilar. *M. mindanaoensis* es citada en branquias de *A. bicolor pacifica* y muestra unas esporas estriadas de pequeño tamaño (5,5-6 x 3-4 μm).

Recientemente, han proliferado estudios que demuestran la acción patógena de *M. giardi* en el tejido branquial de las anguilas europeas cultivadas (Hine & Boustead, 1974; Egusa & Homma, 1974; El-Matbouli *et al.*, 1992).

Copland (1981a) realiza una breve discusión de los cambios histopatológicos producidos en las anguilas europeas infectadas con *M. giardi*. Posteriormente, en 1983, este mismo autor describe más someramente esta enfermedad, señalando las lesiones que aparecen en branquias, riñón, hígado y tracto digestivo y las posibles causas, relacionadas con la mixosporidiosis, que las provocan.

Ventura & Paperna (1984) realizan un examen histológico de anguilas cultivadas infectadas con *M. giardi*, en donde indican que los daños histopatológicos más severos se producen en el riñón, aunque la infección afecta a la mayoría de los órganos. Por otro lado, señalan que *M. giardi* se transmite directamente a través de las esporas, ya que han observado diferentes estados de desarrollo del plasmodio y esporas en todos los grupos de edad analizados que sugiere, para los autores, un continuo proceso de infección.

Azevedo *et al.* (1989) realizan un estudio de algunos aspectos ultraestructurales del proceso de esporogénesis de *M. giardi*. Estos autores indican que el modelo de esporogénesis es básicamente el que aparece en los mixosporidios poliespóricos, aunque en esta especie se pueden formar 1 ó 2 esporas sin la formación del pansporoblasto.

Género *Zschokkella* Auerbach, 1910

Diagnosis

Presentan esporas elipsoidales en vista sutural y ligeramente fusiformes o semicirculares en vista valvar, con extremos redondeados. Las cápsulas polares son casi esféricas y se abren generalmente subterminalmente en ambos extremos. Línea sutural habitualmente en forma de "S". Esporoplasma binucleado. Trofozoitos dispuestos como plasmodios poliespóricos con formación de pansporoblastos. Celozoicos en peces marinos y de agua dulce, algunas especies parasitan anfibios y reptiles. Especie tipo: *Z. hildae* Auerbach, 1910.

Especies del género *Zschokkella* en peces

Kudo (1919) realizó la descripción de cuatro especies de este género: *Z. hildae* Auerbach, 1910; *Z. nova* Klokacewa, 1914; *Z. acheilognathi* Kudo, 1916; *Z. globulosa* Davis, 1917. Este mismo autor, en 1934, transfirió la especie *Sphaeromixa ovata*, originalmente descrita por Dunkerly (1921), al género *Zschokkella* bajo el nombre de *Z. ovata*.

Tripathi (1948) describió *Z. russelli* y *Z. sturionis* al estudiar los mixosporidios de los peces marinos de Plymouth. Recientemente, Lyubarskaya & Lavrent'eva (1985) citan a *Z. sturionis* en un pez de agua dulce, concretamente en la especie *Acipenser ruthenus* del río Volga en Rusia.

Estudiando la parasitofauna de los peces de agua dulce de la India, Chakravarty (1943) encontró *Z. fossilae* y *Z. ilishae* y Kumari (1969) reseña *Z. labeonis* y *Z. ophicephali*.

Nemeczek (1922) describe *Z. rovigensis* en peces escorpénidos del mar Adriático. Pogorelceva (1964) halla *Z. dogieli* en mugilidos del mar Negro.

En 1966, Shulman da la descripción de ocho especies del género *Zschokkella* en la antigua Unión Soviética. Y, en 1984, este mismo autor lista otras nueve especies, cinco de las cuales no fueron mencionadas en el anterior trabajo. Estas son *Z. orientalis* Konovalov & Schulman, 1966, *Z. parasiluri* Fujita, 1927, *Z. ophiocephali* Chen, 1961, *Z. costata*, Kaschkowsky, 1965 y *Z. striata* Schulman, 1962.

Rapacz *et al.* (1973) encuentra *Z. floridanae* en *Floridichthys carpio* de la bahía de Biscayne en Florida. En 1976, Moser & Haldorson citan la presencia de *Z. embiotocidis* en peces marinos de la familia Embiotocidae en California.

Moser & Noble (1977a) citan a *Z. globulosa* en la vejiga urinaria de numerosas especies de macroúridos.

En el mismo año, se hallan seis especies más de *Zschokkella* en peces macroúridos del Atlántico y del Pacífico. De ellas, tres, *Z. kudoj*, *Z. microcapsula* y *Z. meglitschi*, son nuevas especies. Otra especie, *Z. flexuosasuturalis*, fue descrita por Evdokimova en el mismo año, en la vejiga urinaria de peces de la Costa Argentina (Moser & Noble, 1977b).

En 1980, MacKenzie reseña *Z. hildae* en los conductos urinarios de *Micromesistius poutassou* pescada en la zona marítima de las islas Feroe al norte de Escocia. En la primera descripción de esta especie se localizó en la vesícula biliar de los gádidos *Phycis blennioides* y *Melanogrammus aeglefinus* (Auerbach, 1910).

Gaevskaya *et al.* (1985) describen 3 nuevas especies en peces marinos del género *Coryphaenoides*. *Z. macrouri* fue aislada en *C. rupestris* y *C. longifilis* pescados en la zona central del océano Atlántico. Las otras dos especies, *Z. atlantica* y *Z. schulmani*, se hallaron sólo en *C. rupestris*.

Sedlaczek (1986) señala por primera vez, en la República Democrática Alemana, la presencia de esporas de *Zschokkella* sp. en vesícula biliar de *Cyprinus carpio* capturado en un lago cerca de Kolberg. Las esporas presentan una forma elipsoidal, con unas medidas que oscilan entre 18-20 x 11-13 µm, con polos redondeados y cápsulas polares esféricas de 5 a 5,3 µm de diámetro.

En 1987, Wierzbicka, cita una nueva especie del género en la vejiga urinaria de *Anguilla anguilla*, *Z. stettinensis*. Esta especie ha sido, además, reseñada por Saraiva & Molnár (1990) en el mismo hospedador en Portugal.

Z. gobidiensis sp. n. es descrita y dibujada por Sarkar & Ghosh, en 1991. Este mixosporidio se localizó en la vesícula biliar de *Gobius giurinus* del oeste Bengali en la India.

2.3.4.1.2.- Familia ORTHOLINEIDAE Lom & Noble, 1984

Diagnosis

Esporas esféricas o subesféricas, que pueden estar aplanadas paralelamente al plano sutural o apuntadas posteriormente. Las dos valvas se encuentran unidas por una línea sutural recta. Cápsulas polares subesféricas a piriformes. Esporoplasma binucleado. Trofozoítos de mono a poliespórico, celozoicos en el tracto urinario de los peces marinos y de agua dulce.

Aspectos taxonómicos

Lom & Noble, en 1984, establecieron esta familia para agrupar los géneros *Ortholinea* Shulman, 1962 y *Neomyxobolus* Chen & Hsieh, 1960. Posteriormente, en 1992, Lom & Dyková incluyen dentro del taxón al género *Triangula* Chen & Hsieh, 1984 caracterizado principalmente, por presentar esporas triangulares, redondeadas, más ensanchadas anteriormente, con corpúsculos polares subesféricos y ser histozoicos de peces de agua dulce.

Las relaciones entre los tres géneros asignados a la familia todavía está sin clarificar y puede que se trate de un único género (Lom & Dyková, 1992).

Género *Neomyxobolus* Chen & Hsieh, 1960

Diagnosis

Esporas ovoides en vista valvar más anchas que largas, con el extremo anterior aplanado y el posterior, semicircular, aplanado paralelamente al plano sutural. El esporoplasma es binucleado y puede contener una vacuola iodófila. Los trofozoítos son di o poliespóricos, celozoicos en el tracto urinario de peces de agua dulce. Especie tipo: *N. ophiocephalus* Chen & Hsieh, 1960.

Especies del género *Neomyxobolus* en peces

Hasta el momento en que hemos realizado la presente revisión, se han descrito tres especies dentro del género.

N. ophiocephalus Chen & Hsieh, 1960 en los túbulos renales de *Ophiocephalus argus* y *O. maculatus* en China. Los plasmodios contenían de 2 a 6 esporas. Las esporas medían 7,4-10,7 μm de largo por 8-12 μm de ancho, y presentaban unos prominentes anillos paralelos a la línea de sutura.

N. olae Miroshnichenko, 1981 en la vejiga urinaria de *Phoxinus phoxinus* en Crimea (Ucrania). Los plasmodios miden por encima de los 80 μm , con 1 a 4 esporas en su interior. Las esporas miden 6,2 μm de largo por 9,7 μm de ancho y están finamente estriadas.

2.3.4.1.3.- Familia SPHAEROSPORIDAE Davis, 1917

Diagnosis

Las cápsulas polares se abren en el extremo anterior de la espora, situándose en el plano perpendicular a la línea de sutura. La forma de las esporas es esférica o piramidal redondeada con el extremo anterior estrechado o elongado. Pueden presentar apéndices o filamentos caudales. Los trofozoítos son mono, di o poliespóricos. Mayoritariamente son celozoicos y parasitan tanto peces marinos como de agua dulce.

Aspectos taxonómicos

Shulman (1959) incluye a la familia dentro del suborden Eurysporina, que junto al suborden Bipolarina y Platysporina, formaban el Orden Bivalvulida. La familia contenía cinco géneros: *Sphaerospora*, *Unicapsula*, *Chloromyxum*, *Caudomyxum* y *Wardia*.

La clasificación actual de la familia se basa en la revisión del trabajo de Shulman (1966) realizada por Lom & Noble, en 1984. En esta sistemática se incluían los géneros *Sphaerospora*, *Wardia*, *Palliatum* y *Myxobilatus*.

Lom (1990) introduce un cambio en esta clasificación. El género *Hoferellus* pasa de la familia Myxobolidae a formar parte de esta familia junto a los cuatro géneros citados anteriormente.

Género *Hoferellus* Berg, 1982 Doflein, 1898Diagnosis

Esporas apuntadas anteriormente, en forma de mitra o redondeadas. Presentan numerosos filamentos o cerdas en la parte posterior. Cápsulas polares piriformes situadas en el mismo extremo. Esporoplasmas binucleado. Trofozoitos poliespóricos. Típicamente celozoicos con formas intracelulares del sistema excretor. Parásitos de peces de agua dulce. Especie tipo: *H. cyprini* Doflein, 1898.

Sinónimo de *Hoferellus* es *Mitraspora* Fujita, 1912.

Especies del género *Hoferellus* en peces

Existen diversas especies de *Hoferellus* citadas en la literatura científica. La especie tipo, *H. cyprini*, es citada en la descripción original en los conductos urinarios de *Cyprinus carpio*. Los estados de desarrollo aparecen intracelularmente en el epitelio de los túbulos renales (Lom & Dyková, 1992). Puede aparecer en infecciones mixtas con *Sphaerospora renicola* (Plehn, 1924; Molnár & Kovacs-Gayer, 1986), produciendo una patología que se expresa en una destrucción del epitelio tubular del riñón e inflamaciones focales.

H. carassii Akhmerov, 1960 es el agente etiológico de la enfermedad conocida como "riñón ahumado" de *Carassius auratus auratus*. Esta patología ha sido recientemente reseñada en diferentes trabajos en Asia y Norteamérica (Ahmed, 1973, 1974; Hoffman, 1981), en los que se indica a *Mitraspora cyprini* Fujita, 1912 como agente causal. Las células primarias y secundarias proliferan masivamente por plasmotomía en las células epiteliales de los túbulos renales provocando una hiperplasia papilar quística (Molnár *et al.*, 1989).

En la descripción original de *H. gilsoni*, Debasieux (1925) propuso dos posibles asignaciones genéricas para la nueva especie encontrada, *Sphaerospora* o *Sinuolinea*. Finalmente, optó por nominar la nueva especie como *Sinuolina gilsoni*, debido a que, a veces, observaba en las esporas la línea de sutura en forma sigmoidea u ondulada.

En 1986, Lom *et al.* asignan la especie *S. gilsoni* al género *Hoferellus*. El género incluye esferospóridos con esporas equipadas con filamentos en la parte posterior y trofozoitos poliespóricos.

También en 1986, Wierzbicka describe erróneamente una nueva especie, *Sphaerospora anguillae*. En la descripción se comprueba que, sin lugar a dudas, la nueva especie descrita por este autor es sinónima de *H. gilsoni*.

H. gilsoni parece estar extensamente distribuida. Ha sido citada en Francia (Deba-sieux, 1925), Hungría (Lom *et al.*, 1986), Portugal (Ventura & Paperna, 1984; Saraiva & Molnár, 1990) y Polonia (Wierzbicka, 1986).

2.3.4.2.- Suborden PLATYSPORINA Kudo, 1919

Diagnosis

Presentan esporas con las cápsulas polares, generalmente dos algunas veces una, situadas en un polo únicamente y dispuestas en el plano sutural. La espora es simétrica bilateralmente. Son parásitos histozoicos de peces de agua dulce y presentan grandes trofozoítos poliespóricos.

Aspectos taxonómicos

Este suborden fue considerado por Shulman (1959) en sus trabajos taxonómicos y ha permanecido vigente hasta nuestros días en la revisión taxonómica de Lom & Noble (1984).

Shulman (1962) incluye dos familias dentro de este suborden atendiendo a la presencia o ausencia de vacuola iodófila: Myxosomatidae y Myxobolidae.

En los trabajos de Lom & Noble (1984) sólo se considera la familia Myxobolidae suprimiéndose la familia Myxosomatidae al reducir el género *Myxosoma* Thélohan, 1892 a sinónimo de *Myxobolus* Bütschli, 1882 como ya sugirieron Akhmerov (1960) y Walliker (1968).

El género *Agarella*, que constituía junto con el anterior la familia Myxosomatidae, necesita para dichos autores una redesccripción. En los trabajos de Lom (1990) y Lom & Dyková (1992) es considerado como perteneciente a la familia Chloromyxidae.

2.3.4.2.1.- Familia MYXOBOLIDAE Thélohan, 1892

Diagnosis

Caracterizada por presentar esporas aplanadas paralelamente al plano de sutura. La línea de sutura forma un anillo elevado que puede presentar largas proyecciones. Una de las dos cápsulas polares puede ser mas pequeña que la otra. Dos géneros carecen por completo de dichas cápsulas. La mayoría de las especies presentan una vacuola iodófila. Histozoicos, formando frecuentemente quistes con numerosas esporas. Parasitan generalmente a peces de agua dulce.

Aspectos taxonómicos

Esta familia tal y como la acepta Shulman (1959), incluía los géneros siguientes: *Hoferellus*, *Phlogospora*, *Henneguya*, *Neohenneguya*, *Thelohanellus* y *Myxobolus*.

Lom & Noble (1984) admiten además de los géneros anteriormente citados a: *Unicauda*, *Dicauda* y *Trigonosporus*.

En 1990, Lom introduce los géneros *Lomosporus* y *Spirosuturia*. Por otra parte, sitúa al género *Hoferellus* en la familia Sphaerosporidae.

En 1992, Lom & Dyková, dentro de la familia Myxobolidae, considera un total de 13 géneros. En esta nueva revisión se acogen tres géneros. *Laterocaudata* con esporas de idéntica estructura a las del género *Myxobolus* excepto por la proyección, larga, fina y curvada, hendida al final, que se origina posterolateralmente en la línea sutural del borde de las valvas. *Hennegoides* que presenta esporas asimétricas con apéndices caudales no axiales. *Tetrauronema* con esporas del tipo de *Myxobolus* pero con un corto proceso posterior y 4 finas proyecciones dispuestas simétricamente. Por último, el género *Lomosporus* pasa a ser sinónimo de *Neothelohanellus*.

Género *Myxobolus* Bütschli, 1882

Diagnosis

Presentan esporas ovoides o elipsoidales en vista valvar o biconvexas en vista sutural. Valvas lisas. Dos cápsulas polares generalmente piriformes, excepcionalmente una de las

cápsulas puede desaparecer, en cuyo caso la que permanece no se sitúa axialmente. El margen sutural puede extenderse en un reborde en forma semicircular. Esporoplasmas binucleados, a menudo con vacuolas iodófilas. Trofozoitos poliespóricos con formación de pansporoblastos. Histozoicos de peces de agua dulce, algunas veces de peces marinos y ocasionalmente de anfibios. Especie tipo: *M. muelleri* Bütschli, 1882.

Sinónimos de *Myxobolus* son *Myxosoma* Thélohan, 1892, *Lentospora* Plehn, 1905, *Gyrospora* Qadri, 1962, *Falcieplatycauda* Wyatt, 1979, *Disparospora* Akhmerov, 1954 y *Rudicapsula* Kalavati & Narasimhamurti, 1984.

La diferenciación de los géneros *Myxosoma* y *Myxobolus* basada únicamente en la presencia o ausencia de la vacuola iodófila ha sido considerada como de insuficiente valor taxonómico por numerosos trabajos. Akhmerov (1960) no reconoció el género *Myxosoma*, Walliker, en 1968, propuso que el género *Myxosoma* debería ser abolido y considerarse un sinónimo de *Myxobolus*. Lom (1969) considera a *Myxosoma* como un género inválido. En 1984, Lom & Noble consideran sinónimos a los géneros *Myxosoma* y *Myxobolus* basándose en que la presencia o ausencia de la vacuola iodófila carece de suficiente valor taxonómico para separar dos géneros. Con esta sinonimia algunas especies del primer género se convirtieron en homónimas y fue necesario una red denominación.

Especies del género *Myxobolus* en peces

Landsberg & Lom (1991) realizaron una completa revisión del género *Myxobolus* citándose un total de 453 especies parásitas de peces.

Como en otras ocasiones ha sucedido en esta revisión bibliográfica en el que el número de especies descritas es muy elevado, nos vamos a limitar a citar, únicamente, aquellas especies del género que tengan relación con nuestro estudio parasitológico en la anguila.

Cinco especies del género *Myxobolus* han sido reseñadas como parásitas de anguilas en distintos estudios. Aunque por otra parte, ha habido numerosos trabajos en los que no se identificó la especie, citándose únicamente como *Myxobolus* sp. (Hanek & Molnar, 1974; Hine, 1978b; Crane & Eversole, 1980; Boustead, 1982; Field & Eversole, 1982, 1984; Carvalho-Varela *et al.*, 1984b).

La primera especie citada, *M. dermatobius*, fue denominada *Lentospora dermatobia* por Ishii (1915b) en la descripción original. Esta se localiza en la piel de *Anguilla japonica*. La espora se caracteriza por presentar un pequeño tamaño que no supera los 7 μm en longitud y por la forma en que convergen las cápsulas polares en el extremo anterior. Posteriormente, Hoshina (1952) halla esta misma especie en el estómago de *A. anguilla*, con los mismos rasgos significados en el trabajo de Ishii (1915b).

Copland (1979, 1982) cita *M. dermatobia* (correctamente *M. dermatobius*) en el tejido subcutáneo de la cabeza de *A. anguilla*. Respecto a esta descripción, cabe destacar que los valores morfométricos de la espora, en opinión de Saraiva & Molnár (1990) y compartida por nosotros, se asemejan más a *M. kotlani* que a *M. dermatobius*.

Fujita (1929) describe una nueva especie en *A. japonica*, *M. anguillae*. Este mixosporidio muestra unas esporas con una longitud entre 12 y 13 μm . En la morfología de la espora destaca la presencia de un apéndice membranoso alrededor del borde posterior. Los quistes se localizaron en el tejido subcutáneo.

Rechenbach-Kinkle & Sturm (1973) reseñan en *A. anguilla* la presencia de *M. dujardini*.

En 1986, Molnár *et al.* describen *M. kotlani* como nueva especie. Los quistes fueron encontrados en el tejido conectivo subcutáneo de la zona ventral de la cabeza y de los opérculos de *A. anguilla*. Posiblemente, esta misma especie es citada por Koie (1988a) en el intestino del mismo hospedador, aunque en la descripción original del mixosporidio no se detalló esta última localización.

En 1990, una nueva especie de *Myxobolus* es descrita en *A. anguilla*. Saraiva & Molnár encontraron en las branquias y en los márgenes de las aletas pectorales quistes blanquecinos de un mixosporidio que han denominado *M. portucalensis*. Las esporas se diferencian notablemente de las descritas anteriormente, no sólo en la localización, sino también en la morfología. Destaca el mayor tamaño de la espora respecto al resto de especies descritas en *A. anguilla* y la presencia de una vacuola iodófila en el esporoplasma, ausente en *M. kotlani*.

2.4.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE LOS PLATELMINTOS

Para el encuadre taxonómico de los platelmintos encontrado en el presente estudio parasitofaunístico, se han seguido los trabajos de Yamaguti (1958, 1963), Bykhovsky (1957), Schmidt (1970, 1986), Le Brun *et al.* (1986) y Schmidt & Roberts (1989). Quedando de la siguiente forma:

Phylum PLATHELMINTHES Gegenbaur, 1859

Clase MONOGENOIDEA Bykhovsky, 1937

Orden MONOPISTHOCOTYLEA Odhner, 1912

Superfamilia DACTYLOGYROIDEA Yamaguti, 1963

Familia PSEUDODACTYLOROGYRIDAE Le Brun, Lambert & Justine, 1986

Género *Pseudodactylogyrus* Gussev, 1965

Clase CESTOIDEA Rudolphi, 1808

Subclase EUCESTODA Southwell, 1930

Orden PSEUDOPHYLLIDEA Carus, 1863

Familia BOTHRIOCEPHALIDAE Blanchard, 1849

Género *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808

2.4.1.- Orden MONOISTHOCOTYLEA Odhner, 1912

Diagnosis

Vermes de tamaño pequeño, 2-12 mm, sin segmentar, aplanados dorsoventralmente, con simetría bilateral, acelomados. Hermafroditas. Parásitos del medio acuático, tanto de vertebrados como ocasionalmente de invertebrados (Palombi, 1949). Se localizan generalmente en las branquias, piel, cavidad bucofaríngea, o en órganos comunicados directa o indirectamente con el exterior como fosas nasales, ojos, oídos, cloaca, vejiga urinaria etc.

Extremo posterior modificado en un opisthaptor simple, provisto únicamente de *hamuli* y ganchos marginales, sin ventosas o grapas. El haptor larvario se mantiene, con sólo ligeras modificaciones, en el adulto. El prohaptor es el órgano adhesivo anterior representado por órganos cefálicos o áreas glandulares, o bien por ventosas o pseudoventosas fuera de la boca. Boca sin ventosas orales. Ojos normalmente presentes.

La boca es terminal o subterminal. La faringe se muestra bien desarrollada, excepcionalmente ausente, y un intestino generalmente bifurcado, confluyendo posteriormente. Rara vez el intestino es un simple tubo medio sin dividir.

El aparato excretor esta formado por protonefridios y un sistema de largos conductos y canales que se abren al exterior a través de dos poros simétricos en la superficie dorsal del cuerpo a nivel de la faringe.

Los testículos son por lo regular, redondos u ovoides, algunas veces lobulados. Presentan uno, dos o varios, de acuerdo con la especie, generalmente de posición postováricos. Cada testículo tiene un vaso eferente que se expande o se fusiona en el conducto eyaculador. Por lo general, tienen glándulas prostáticas unicelulares. La vesícula seminal recibe los conductos prostáticos y de otras glándulas y a través del órgano copulador se abre en el atrio genital. El órgano copulador puede estar formado por un cirro simple o complejo, con o sin pieza accesorio. Bolsa del cirro presente o ausente.

El ovario es siempre único y se encuentra usualmente en posición anterior a los testículos. El oviducto recibe los conductos vitelino, vaginal y genitointestinal. Se puede encontrar un receptáculo seminal formado por una dilatación del conducto vaginal. Las glándulas vitelinas son muy abundantes y se extienden por todo el parénquima. Puede o no haber vagina, ocasionalmente doble. Las aberturas vaginales son dorsales, ventrales o

laterales. La porción terminal está esclerotizada en algunas especies, y en otras, el poro vaginal es múltiple o rodeado de espinas.

Canal genito-intestinal ausente normalmente. El canal genito-intestinal es una conexión entre el oviducto y una parte del intestino o una de sus ramas. Se desconoce su función, se postula que representa un vestigio de un mecanismo según el cual, los huevecillos eran pasados al intestino para ser expulsados por la boca, y otra teoría afirma que los materiales de reproducción excedentes son digeridos y absorbidos en el intestino (Rohde, 1975). Dawes (1968) considera este canal como probablemente homólogo al canal de Laurer de los digeneas.

El ootipo es una expansión muscular del oviducto y contribuye a la formación del huevo recibiendo los conductos de las glándulas de Mehlis, que lo rodean. La forma de los huevecillos está aparentemente determinada por las paredes del ootipo (Kearn, 1971, 1985). Útero generalmente pequeño. Los huevos presentan una forma muy variada, esférica, oval, piramidal etc., la mayoría de ellos tienen opérculo y filamento en uno o en los dos extremos. El filamento puede tener propiedades adhesivas y servir para la fijación de ellos al huésped o a diferentes sustratos.

Con la excepción de los Gyrodactylidae que son vivíparos, los monogeneas tienen usualmente ciclos biológicos directos, simples, en los que participan, un huevo, el oncomiracidio y el adulto. La temperatura influye en la velocidad de desarrollo de los huevos, así puede durar entre 6 y 20 semanas, si la temperatura es menor de 50 °F, frente a las 3 semanas habituales.

Aspectos taxonómicos

El término "Monogenea" se debe a Carus (1863), aunque se atribuye erróneamente a van Beneden (1858), quien utilizó el término "monogénèses" en sentido vernacular (Price, 1937).

Tradicionalmente (Dawes, 1956; Yamaguti, 1963) se ha venido considerando a los Monogenea como un orden de la clase Trematoda Rudolphi, 1808, dentro del phylum Plathelminthes, junto con los órdenes Digenea van Beneden, 1858 y Aspidogastrea Faust & Tang, 1936.

Bykhovsky en 1937, teniendo en cuenta la ontogenia, propuso un sistema filogenético

para la clasificación de los platelmintos, separando por un lado los trematodos digenéticos y por otro la superclase Cercomeromorpha, que comprendía la subsuperclase Monogenoidei, con las clases Monogenoidea y Gyrocotyloidea, y la subsuperclase Cestoidei con la clase Cestoidea. En 1957 el mismo autor, eleva los Monogenoidea al rango de Clase y la divide en dos subclases: Polyonchoinea y Oligonchoinea.

En el IV Congreso Internacional de Parasitología (ICOPA IV, Varsovia, 1978), se aceptó el uso de la clase Monogenea.

Actualmente la mayoría de los zoólogos y parasitólogos aceptan el punto de vista de Bykhovsky, considerando a los Monogenea y Trematoda como dos clases independientes (Mehlhorn, 1988; Schmidt & Roberts, 1989; Thatcher, 1991). Otros, sin embargo, continúan utilizando el término tradicional trematodos monogenéticos.

Respecto a la clasificación de este grupo de monogeneas, Odhner (1912) propuso una división del orden Monogenea en dos subórdenes. Por un lado, el orden Monopisthocotylea y por otro, el orden Polyopisthocotylea, basándose en la ausencia o presencia del canal genito-intestinal y en las características del opisthaptor. Muchos investigadores, como Sproston (1946), Baer & Euzet (1961), Yamaguti (1963), Schmidt & Roberts (1989) aceptaron este criterio.

Fuhrmann (1928) estableció una división tripartita del orden en Gyrodactyloidea, Capsaloidea y Polyopisthocotylea.

Dawes (1956) sugirió que debido a la dificultad que existe en la determinación de la presencia o ausencia del pequeño canal genito-intestinal de los vermes, desde un punto de vista práctico, sería preferible adoptar un criterio de identificación basado en las estructuras del opisthaptor. Así, si el opisthaptor es un disco sencillo, similar o no a una ventosa, los vermes pertenecerían a Monopisthocotylea y si está compuesto de dos o más ventosas o pinzas, el verme podría ser adscrito a Polyopisthocotylea.

En la clasificación de Bykhovsky (1957), la clase Monogenea comprende dos subclases: Polyonchoinea, cuyas larvas poseen de 14 a 16 ganchos marginales y Oligonchoinea, con larvas provistas de 10 a 12 ganchos marginales. En cuanto a los Monopisthocotylea, los limitó a la categoría de suborden, dentro de la subclase Polyonchoinea.

Llewellyn (1963, 1968, 1972) no establece una verdadera clasificación, sino que se

limita a describir las relaciones filogenéticas de las familias, que deberían servir de base a una nueva sistemática.

Este autor no utiliza el termino *Monopisthocotylea* y considera que los monogeneas han evolucionado a partir de un "protomonogenea" inicial, del que se desarrollaron dos troncos: el tronco "dactilogirídeo" y un segundo tronco, más correctamente un grupo de troncos, del que se ramificaron dos líneas: la línea girodactílida de *Monogenea vivíparos* y la segunda línea de formas ovíparas. Esta última, por su parte, produciría dos ramas: monocotílidos y poliopistocotílneos, incluyendo esta última los polistomátidos y todos los *Monogenea superiores*.

Tanto Bykhovsky como Lewellyn opinan, independientemente, que las clasificaciones basadas en la de Sproston, que utilizan casi exclusivamente caracteres del adulto, no son aceptables en la actualidad. Ambos admiten que la evolución de los *Monogenea* está basada en cambios en sus haptores, que el número de ganchos de la larva es un carácter sistemático importante y que la evidencia ontogenética es el criterio más importante para el establecimiento de la clasificación del grupo.

Dichos autores ven el origen de los *Monogenea* en términos semejantes, por la adaptación de los turbelarios rabdocelos al parasitismo en los primeros vertebrados, seguido de la aparición de un disco de sujeción o haptor de tipo udonélico. Pero difieren en que según Bykhovsky, los primeros órganos de unión eran espículas o ganchos marginales solamente, y el haptor era simétrico bilateralmente, mientras que, para Lewellyn, el primer órgano de sujeción era un disco sin ganchos, en el que éstos aparecerían más tarde, en número de 16, distribuidos octodiametralmente. Por otro lado, los puntos de vista de los dos autores sobre la interpretación de los ganchos marginales y *hamulus* son también diferentes.

Autores como Mamaev & Lebedev (1977), Gushev (1978, 1979a, b) y Nagibina (1979) siguen el sistema de Bykhovskii. Nagibina analiza y defiende dicho sistema, colocando algunas familias, cuyo desarrollo embriológico era desconocido en 1957, en *Polyonchoinea* u *Oligonchoidea*. Gusev recapitula las objeciones a la clasificación de Bykhovsky y refuta la interpretación de Lewellyn de los ganchos marginales. Dicho autor considera el sistema de Bykhovskii más aceptable, aunque necesite algunas correcciones.

Más recientemente, las investigaciones de Lambert (1980a, b) sobre los oncomiracidios y la morfogénesis del haptor de los *Monogenea* parecen confirmar el sistema de Lewellyn, al menos en lo que se refiere a la originalidad de los Gyrodactylidea, que se separan de los otros

Monopisthocotylea. En cambio, los estudios de Lambert sobre la quetotaxia larvaria contradicen la clasificación de Bykhovsky, en el sentido de que los Polystomatidae, que este último autor aísla de los Polyopisthocotylea, deben incluirse, sin duda, en este grupo.

Como conclusión de su trabajo, Lambert propone un esquema sobre la evolución de los Monogenea, que, en su opinión, podrá servir de base para una nueva sistemática. Además, conserva el término Monopisthocotylea, debido a que la quetotaxia ha demostrado la existencia de dos tipos larvarios esenciales que corresponden a la distinción clásica Monopisthocotylea-Polyopisthocotylea, aunque, naturalmente, excluyendo los Gyrodactylidea.

Beverley-Burton & Suriano (1980) y Beverley-Burton (1984, 1986) hacen hincapié en la importancia de la morfología del aparato copulador en la sistemática filogenética de los Monogenea.

Beverley-Burton & Klassen (1990) realizan análisis filogenéticos (cladísticos) basados en caracteres morfológicos binarios o múltiples de los Monogenea Ancyrocephalidae con el objeto de obtener datos para elaborar una hipótesis sobre sus relaciones filogenéticas y una posible coevolución parásito-hospedador. Los caracteres considerados son: tamaño del haptor, forma del *hamulus*, orientación del *hamulus*, número de barras transversales, articulación de las barras transversas, forma de la barra transversa dorsal, forma de la barra transversa ventral, forma de los ganchos, número y disposición de los ganchos, esclerotización del cirro, forma de la base del cirro, forma del ástil del cirro, filamento espiral del cirro, forma de la pieza accesoria, posición/fijación de la pieza accesoria, posición de la vagina y curso del vaso deferente.

Nomenclatura

La falta de términos anatómicos estandarizados para describir las estructuras esclerotizadas y sus distintas partes de los monogeneas, ha dado como resultado una excesiva confusión y gran número de nombres para las mismas estructuras.

Llewellyn (1963) emplea el nombre latino *hamulus* para cada uno de los ganchos grandes del haptor, en lugar del término *ánclora*, basándose en el hecho de que *ánclora* fue usado para denominar varios tipos de ganchos medianos, algunos de los cuales son ontogénicamente anteriores a los ganchos marginales.

Price y Arai (1967) proponen una terminología para la anatomía de los monogeneas,

empleando algunos términos ya conocidos y sugiriendo otros nuevos.

Gussev (1976, 1979a) analiza el confucionismo existente en la terminología morfológica de los monogeneas.

Akhmerov (1976) propone una lista de nombres latinos para las estructuras quitinoides del haptor y del órgano copulador de algunos monogeneos.

Ergens (1977) comenta los problemas existentes en la terminología de los caracteres taxonómicos de las espeies del género *Gyrodactylus* y sugiere una estandarización, ya mediante el uso de términos latinos, ya seleccionando de la terminología existente aquellos que sean inequívocos.

Todo ello indica la urgente necesidad de unificar la terminología de las distintas estructuras de los Monogenea. A pesar de ello, durante el ICOPA IV (Varsovia, 1978) no se llegó a un acuerdo al respecto. Unicamente se adoptó el término *hamulus* (plural: *hamuli*) para designar cada uno de los ganchos grandes del haptor de los miembros de la superfamilia Dactylogyroidea (Lambert, 1980a, b).

La numeración de los ganchos marginales ha sido tambien objeto de controversia. El primer sistema de numeración se debe a Kulwiec (1927), quien, basándose en la disposición de los ganchos marginales, numera los laterales de 1 a 6, en sentido ántero-posterior, y considera como 7º al par central situado por delante del 6º par.

Mueller (1936) numera los ganchos de los dactilogliridos del 2 al 7, ántero-posteriormente, y al par central le asigna el número 1.

Mizelle (1936) sugiere otra numeración, en la que el par central es el número 1, los cinco primeros ganchos marginales laterales están numerados 2, 3, 4, 6 y 7, en sentido ántero-posterior, y el par restante corresponde al 5, que lleva asociado un par adicional de ganchos al que da el número "4A". La presencia de este par adicional fue confirmada en posteriores trabajos (Mizelle y Price, 1964) en algunos *Dactylogyrus* spp.

Llewellyn (1963) propone un sistema en el que los ganchos marginales laterales están numerados de 2 a 7 en sentido pósterio-anterior, y el par central corresponde al número 1. Este esquema fue aceptado también por Euzet y Ktari (1970) para caleostomátidos, pero estos autores dan una numeración distinta para otros grupos de monogeneas. Numeran los

ganchos del 1 al 6 en sentido pósterio-anterior y dan el número 7 al par central. Esta misma numeración es la utilizada por Lambert (1975) para la subfamilia Datylogyriinae.

Durante el ICOPA IV (Varsovia, 1978) se decidió seguir la numeración de Llewellyn (1963), y designar "R" al par adicional de ganchos que Mizelle había denominado como "4A" (Gussev, 1979; Lambert, 1980a, b).

Relación parásito-hospedador

El término especificidad, en Parasitología, fue introducido por Dujardin en 1845 (Ryzhikov, 1975), con el sentido de presencia más frecuente de los parásitos en ciertos hospedadores.

Posteriormente, Dogiel (1963) la definió como la adaptación de los parásitos a hospedadores de determinada especie o grupo de especies. De este modo, el termino se refiere a la especificidad de hospedador, para la que Ryzhikov (1975) propuso la denominación de "hostilidad".

Bykhovsky (1957) introdujo el término "ocurrencia del parásito" como la realización de las posibilidades de existencia de los parásitos en hospedadores dados, bajo condiciones históricas concretas, determinadas por condiciones ecológicas definidas. Para Shulman (1958, 1961) el concepto de "ocurrencia" es completamente distinto del de especificidad, puesto que el primero puede ser considerado como un fenómeno estático, mientras que el segundo es esencialmente dinámico.

Tal como señalaba Shulman, la mayoría de los investigadores se inclinan a considerar la especificidad como una asociación que implica tanto al parásito como al hospedador o grupo de hospedadores.

La adaptación al medio es característica de todo organismo vivo. Sin embargo, en el caso de los parásitos el proceso es claramente más complicado debido al carácter dual de su medio ambiente, el hospedador, que constituye su microhabitat, y el medio externo al hospedador. La adaptación de los parásitos a ambos tipos de habitat tiene una influencia decisiva en el desarrollo de la especificidad.

Según Shulman, hay varios factores básicos en el desarrollo de la especificidad como una asociación: contacto estrecho entre el parásito y el hospedador; fisiología y morfología

del parásito; fisiología, morfología y ecología del hospedador; factor tiempo; y estabilidad del medio ambiente.

Bykhovsky (1957) considera también otro factor, el modo de penetración en el hospedador; en su opinión, los parásitos que penetran activamente en sus hospedadores tienden a ser más estrictamente específicos que los que entran pasivamente. También Williams (1970), refiriéndose a los parásitos de peces, considera tres tipos de factores, fisiológicos, morfológicos y ecológicos, que pueden intervenir en el desarrollo de la especificidad del hospedador.

Por otro lado, Kennedy (1975) considera entre los factores responsables de la especificidad, los ecológicos y otros relacionados con el hospedador, como la existencia de barreras de penetración, las condiciones inadecuadas o las respuestas inmunitarias, aunque se refiere también a los aspectos filogenéticos y a la naturaleza dinámica de la especificidad.

Gussev (1976) señala como factor importante para el desarrollo de la especificidad la simplicidad del ciclo vital, debido a que los parásitos con ciclos vitales complicados tienen varios límites adaptativos, pues, en caso de alteración del medio ambiente, deben vencer más obstáculos, en algunas partes del ciclo vital.

Considerando la influencia del factor tiempo de Shul'man, la especificidad nacida en la comunidad parásito-hospedador a lo largo de la evolución conjunta, con una adaptación cada vez más estricta del parásito a su hospedador, recibe el nombre de "especificidad filogenética". Por ello, dentro de la gama de hospedadores utilizados por un parásito, se estima que las relaciones son más específicas con los hospedadores más antiguos.

Sin embargo, el desarrollo filogenético de los hospedadores no se corresponde siempre con el del parásito; así, en algunos casos, parásitos jóvenes filogenéticamente pueden adaptarse a hospedadores más antiguos.

Indudablemente, los factores mencionados no actúan siempre simultáneamente, ni en el mismo grado. Dependiendo del grado de intervención de unos u otros, la especificidad llegará a ser más o menos estricta, con un espectro de hospedadores más amplio o más estrecho.

En el caso concreto de los Monogenea, se dan las condiciones favorables para la intervención de varios de los factores citados, por lo que este grupo de parásitos muestra un

alto grado de especificidad de hospedador y, aunque existe especificidad ecológica, es indudable que, en general, la especiación ha tenido lugar en correspondencia con la del hospedador.

Al estudiar su distribución en los hospedadores, Bykhovsky (1957) observó que la mayoría de los Monogenea (74,1%) se encuentran sólo en una especie de hospedador. En el caso del género *Dactylogyrus*, muchas especies están adaptadas a una sola especie de hospedador y sólo unas pocas infestan a más de una, casi siempre de la misma familia. Lo mismo se puede decir del género *Gyrodactylus*. Por ello, Bykhovsky (1933, 1957) formuló una regla para el género *Dactylogyrus*, que según Gussev (1976), puede aplicarse a casi todos los Monogenea, según la cual este género está caracterizado por la especificidad a una o varias especies del mismo género de hospedador, o a hospedadores que, aún siendo de diferentes géneros, sean capaces de formar híbridos. Así, *Dactylogyrus robustus* está presente en *Leuciscus* spp. y *Aspius* spp.; *Bychowskyella pseudobagri* parasita a especies de los géneros *Pseudobagrus* y *Liocassis*, etc.

De esto se deduce que, en peces relacionados genética y faunísticamente, se encuentran muchos monogeneas relacionados, de tal modo, que cada grupo está caracterizado por su fauna de Monogenea, particularmente en los peces típicos de agua dulce. Así, el género *Dactylogyrus* y toda la subfamilia Dactylogyrinae son característicos de Cyprinidae y, en menor grado, de Catostomidae; la subfamilia Ancyrodiscoidinae es característica de siluriformes; los Diplozooninae de ciprínidos, etc.

Esto ha llevado a considerar la posibilidad del empleo de los monogeneas para aclarar las relaciones filogenéticas de sus hospedadores, basándose en una cofilogenia hospedador-parásito. Llewellyn (1957, 1965) llegó a elaborar un esquema evolutivo y una clasificación de los Monogenea basado en la combinación de la especificidad de los adultos, el desarrollo de los ganchos larvarios y la presencia y estructura de los ojos.

También Hargis (1953), al estudiar los Monogenea de peces del lago Westhampton en EE. UU., concluyó que estos parásitos exhiben un alto grado de especificidad y pueden ayudar al estudio de la filogenia y taxonomía de sus hospedadores. El mismo autor, en 1957, definió los conceptos de "infraespecificidad" como el fenómeno de la presencia de una sola especie de Monogenea en peces de un único taxón y "supraespecificidad" como el fenómeno de la restricción de un grupo natural de especies de Monogenea a un grupo natural de especies de peces. Mizelle (1950) propuso el uso de los monogeneas para ayudar a la identificación de los peces.

Otros estudios sobre la especificidad de los Monogenea son los de Iziumova (1954, 1956, 1970) sobre *Dactylogyrus vastator* y *D. extensus* en condiciones naturales y experimentales; Ergens (1959) acerca de *D. nybelini*; Kulakovskaya (1956) y Yakovchuk (1968) sobre diversas especies de Monogenea; y Mikailov & Ibragimov (1977) acerca de las especies de *Dactylogyrus* parásitas de *Varicorhinus* spp. y *Barbus* spp.

Akhmerov (1970, 1975) propuso una expresión numérica de la especificidad de los parásitos, representada por la fórmula $x=1/n$, donde "x" es el grado de especificidad y "n" el número de hospedadores.

Thoney & Hargis (1991) indica que en condiciones de acinamiento la especificidad puede disminuir, y sugiere que los altos niveles de especificidad observada en los monogeneas pueden variar por factores fisiológicos, morfológicos y/o ecológicos. Por ejemplo, *G. salaris* parásito normalmente de *Salmo salar* en el medio natural, infesta a otras especies de salmónidos en condiciones de cultivo, (Malmberg, 1987), y *Neobenedenia melleni* parásita de peces chaetodóntidos, introducida a través de ellos en acuarios, es patógena para una gran variedad de especies de peces de acuario, (Nigrelli, 1947). En contraste, especies del género *Dermophthirius* y *Dermophthirioides* parásitas de elasmobranquios presentan un alto grado de especificidad de hospedador incluso en acuarios comunitarios (Cheung *et al.*, 1982).

Bauer *et al.* (1981) señalan que *Dactylogyrus lamellatus* y otras especies del género *Dactylogyrus* fueron traídas a Europa con varias especies de ciprínidos cultivados de China como *Ctenophryngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix* y *Aristichthys nobilis*.

Estos mismos autores señalan que varias especies de monogeneas han sido también importadas entre distintos países. *Gyrodactylus cyprini* fue introducida en Norteamérica mediante ejemplares infestados de *Cyprinus carpio*. Tres especies de *Dactylogyrus* llegaron al mismo país a través de *Carassius auratus* procedentes de Japón. Y *Cleidodiscus pricei* y tres especies de *Urocleidus* fueron traídas a Europa con *Ictalurus nebulosus* y algunos peces centrárquidos procedentes de EE. UU.

La gran mayoría de monogeneas son ectoparásitos branquiales o cutáneos. Algunos muestran una localización inusual así: *Diplectanotrema* Johnston & Tiegs, 1922, se localiza en esófago, *Acolpenteron* Fischthal & Allison, 1940, en vejiga urinaria y uréteres y las especies del género *Enterogyrus* Paperna, 1963, en el tracto intestinal proximal (estómago) de peces de la familia Cichlidae (Pariselle *et al.*, 1991).

La adaptación de estos monogeneas al mesoparasitismo sugiere la posibilidad de estudios comparativos con dactilogliridos branquiales principalmente en cuanto a las modificaciones del haptor, tegumento, fisiología, especificidad de hospedador, ciclo vital y poder de infestación.

2.4.1.1.- Superfamilia DACTYLOGYROIDEA Yamaguti, 1963

Diagnosis

Monopisthocotylea. Glándulas cefálicas presentes, generalmente en grupos simétricos cerca de la faringe, cuyos conductos se abren en el margen anterior o anterolateral de los lóbulos cefálicos. Opisthohaptor discoide o bilobulado, con un par o dos de *hamuli* y barra transversal esclerotizada, ocasionalmente pueden faltar. Placas accesorias presentes o ausentes. Ganchos marginales haptorales larvarios usualmente presentes. Intestino bifurcado, unido o no, posteriormente. Testículo único o múltiple, normalmente postovárico. Cirro con o sin pieza accesoria. Vitelaria bien desarrollada, coexistiendo con las ramas intestinales. Vagina presente o ausente. Ovíparos.

Aspectos taxonómicos

La superfamilia Dactylogyroidea fue creada en 1963 por Yamaguti para agrupar a los monogeneas pertenecientes a las familias Protogyrodactylidae Johnston & Tiegs, 1922; Calceostomatidae (Parona & Perugia, 1890) Poche, 1926; Diplectanidae Bychowsky, 1957; Bothitrematidae Bychowsky, 1957; y Dactylogyridae Bychowsky, 1933.

Le Brun *et al.*, (1986) basándose en el desarrollo postlarvario del haptor consideran dentro de esta superfamilia siete familias: Ancyrocephalidae Bychowsky & Nagibina, 1978; Tetraonchidae Bychowsky, 1957; Pseudodactylogyridae Le Brun, 1986; Dactylogyridae Bychowsky, 1933; Heteronchocleididae Bychowsky, 1957; Calceostomatidae Poche, 1926, y Diplectanidae Bychowsky, 1957.

Posteriormente, Kritsky & Boeger (1989), tras un análisis filogenético cladístico de familias y subfamilias incluidas en la superfamilia Dactylogyroidea, sugieren dos posibilidades, que necesitan futuros estudios. Por una parte, postulan que algunas de las subfamilias de la familia Ancyrocephalidae deben de ser consideradas también como familias independientes, así Linguadactyloidinae Thatcher & Kritsky, 1983; Linguadactylinae Bychowsky, 1957; Hareocephalinae Young, 1968; Ancylodiscoïdinae Gussev, 1961 y Anacanthorinae Price, 1967

pasarían al taxón de familia dentro de la superfamilia Dactylogyroidea. Pseudomurraytrematinae Kritsky, Mizelle & Bilques, 1978; Heterotesiinae Euzet & Dossou, 1979 y Pseudodactylogyrinae Ogawa, 1986 fueron ya consideradas como familias por Euzet & Dossou (1979), Beverley-Burton (1984) y Le Brun *et al.*, (1986) respectivamente. La segunda opción contempla el encuadre de Heterotesiidae como subfamilia y Ancyrocephalidae como un sinónimo de Dactylogyridae.

Dichos autores concluyen su estudio destacando la considerable diversidad morfológica de las especies que forman la familia Ancyrocephalidae y que indudablemente comprende grupos con un ancestro distinto al de la familia Dactylogyridae.

2.4.1.1.1.- Familia PSEUDODACTYLOGYRIDAE Le Brun, Lambert & Justine, 1986

Diagnosis

Dactylogyroidea. Adultos de talla pequeña. Disco de fijación formado por 7 pares de ganchos marginales y 1 par de *hamuli*. Barra conectiva situada entre los *hamuli*. Puede presentar otras estructuras esclerotizadas adicionales. Extremo anterior provisto de glándulas cefálicas, formadas por 1 a 3 pares de cortos procesos, generalmente tentaculares. Presentan dos pares de manchas oculares. Ramas intestinales ciegas o fusionadas posteriormente, en la mayoría de los casos sin crecimientos laterales. Ovario usualmente redondeado y anterior al testículo. Conducto vaginal único. Vagina simple con estructuras de soporte esclerotizadas. Glándulas vitelógenas pares, altamente desarrolladas. Útero normalmente ausente, en el ootipo se encuentra un único huevo, cada vez. Órgano copulatorio esclerotizado, formado por un tubo y un aparato de soporte. Vesícula seminal formada por una simple dilatación del vaso deferente. Un único reservorio prostático. Cirro normalmente tubular. Poro genital masculino, ventral o submedial. Huevos ovales, con un largo pedículo, sin filamento. Parásitos de peces de agua dulce.

Aspectos taxonómicos

Le Brun *et al.*, (1986) crean la familia Pseudodactylogyridae con el único género *Pseudodactylogyrus* Gussev, 1965, que individualizan de la familia Dactylogyridae, basándose, para ello, en la quetotaxia larvaria y en la morfogénesis del haptor.

Anteriormente, Imada & Muroga (1978) y Lambert (1980b) mediante estudios larvarios, muestran que el plan general de organización de los Pseudodactylogyridae es similar al de

los Dactylogyridae, dentro del cual encuadraron la familia.

Por otro lado, Spencer & Gibson (1990) incluyen al género *Pseudodactylogyrus* en la familia Ancyrocephalidae sin considerar la familia Pseudodactylogyridae.

Género *Pseudodactylogyrus* Gussev, 1965

Diagnosis

Con los mismos caracteres morfológicos de la familia.

Aspectos taxonómicos

En 1929, Kikuchi describe una nueva especie de monogenea en *Anguilla japonica*, *Dactylogyrus bini*. Junto a esta especie, este mismo autor menciona la presencia de otro dactilógrido que se diferencia por presentar un *hamulus* mucho mayor, aunque no lo describe. Quien si iba a describir esta especie sería Yin & Sproston (1948), quien encontró estos dos mismos monogeneas en las branquias de *Anguilla japonica* procedentes de China. Estos auto-res transfieren las dos especies al género *Neodactylogyrus* Price, 1938, denominándolas *N. bini* y *N. anguillae*.

En 1965, Gussev, estudiando estos parásitos en *Anguilla reinhardtii*, crea el género *Pseudodactylogyrus* para reagrupar los dos monogeneas branquiales: *Dactylogyrus bini* Kikuchi, 1929 y *Dactylogyrus anguillae* Yin & Sproston, 1948. El género se diferencia basicamente de *Dactylogyrus* por presentar una orientación opuesta (ventral-dorsal) en el par de *hamuli* presentes y por la ausencia del esclerito denominado "R" asociado al segundo par de ganchos marginales. Ambas especies fueron reseñadas, posteriormente, en cultivos de *Anguilla anguilla* en Japón (Ogawa & Egusa, 1976; Imada & Muroga, 1977).

Por otro lado, señalar que una nueva especie del género, *P. microrchis*, fue citada por Ogawa & Egusa (1976). Aunque, después, se ha reconocido ser un sinónimo de *P. anguillae* (Ogawa *et al.*, 1985). *P. bini* y *P. anguillae* han sido encontrados en *Anguilla japonica* en Taiwan (Chung *et al.*, 1984) y en China (Chan & Wu, 1984).

Chung *et al.* (1984) alega que *Pseudodactylogyrus* spp. fueron importadas a Japón en 1969 a través de anguilas europeas. Aunque esta idea parece cuestionable desde el momento en que estos monogeneas fueron citados en Japón en 1929 por Kikuchi.

Ogawa (1984) describe una nueva especie, *Pseudodactylogyrus haze* en *Acanthogobius flavinamus*, ampliándose de esta forma el espectro de hospedadores a la familia Gobiidae.

Distribución

En Europa, *P. bini* y *P. anguillae* fueron denunciados por vez primera en una planta de producción de anguila europea en la región de Kalinin al oeste de la antigua Unión Soviética por Golovin (1977). Este autor asumió en este trabajo que estas dos especies de parásitos fueron introducidas con *Anguilla japonica*.

Molnár (1983, 1984) indica la presencia de estas dos especies del género *Pseudodactylogyrus* en *Anguilla anguilla* de piscifactorías húngaras. Destacar que según Molnár (1983) las infestaciones de *Pseudodactylogyrus* spp. no aparecen en anguillas importadas a Hungría desde estuarios de la costa oeste europea antes de 1983.

La presencia de *P. anguillae* en *Anguilla anguilla* de ríos del sudeste de Francia fue señalada por Lambert *et al.* (1984) y Le Brun *et al.* (1986). Saroglia *et al.* (1985) reseñó *Dactylogyrus* spp. en anguillas criadas en Italia. Posiblemente estas descripciones no se corresponden a este género y un estudio en detalle demostraría que la clasificación de estos monogeneas esté dentro del género *Pseudodactylogyrus*.

Ambos *Pseudodactylogyrus* han sido también apuntados como parásitos branquiales de *Anguilla anguilla* en Dinamarca. Por un lado, en anguillas de piscifactorías (Møllergaard & Dalsgaard, 1986, 1987). Y por otro lado, en anguillas salvajes (Koie, 1988a, b, 1991).

En la Península Ibérica, estos dos monogeneas han sido señalados en Portugal por Saraiva & Chubb (1989) en *Anguilla anguilla* capturadas en el río Este. En España, ha sido denunciada la presencia de *P. anguillae* en dos trabajos. Ortega (1991) hace referencia a este parásito en un estudio sobre helmintoparasitofauna de peces con interés en acuicultura y nosotros señalamos la primera cita en España de este monogenea en las branquias de anguillas capturadas en el río Esva al Norte de España (Sánchez *et al.*, 1993).

Además de los países europeos referenciados anteriormente, estos pseudodactilogíridos han sido citados en Alemania (Reimer, 1987), Noruega (Mo *et al.*, 1988) Suecia (Malmberg, 1989), Gran Bretaña (Esch *et al.*, 1988; Kennedy & Fitch, 1990) e Irlanda (MacCarthy & Rita, 1991).

Lo que todavía es desconocido es la forma en que fueron incorporados estos monogeneas a la parasitofauna de la anguila europea. Probablemente los parásitos fueron introducidos en la antigua Unión Soviética a través de *Anguilla japonica* infestadas (Golovin, 1977). Otra posibilidad es la introducción por medio de la importaciones de *A. australis* que se realizaron en 1975 desde Nueva Zelanda a Italia (Welcomme, 1981). Aunque esta última hipótesis parece poco viable, ya que en *A. australis* no se han hallado estos monogeneas (Hine, 1978b).

Chung *et al.* (1984) alegan que *Pseudodactylogyrus* spp. tienen su origen en Europa, habiendo sido introducidos en el Japón en 1969. Esta hipótesis difícilmente puede ser cierta, una vez que *P. bini* es conocido en Japón desde 1929 en el mismo hospedador y *P. anguillae* fue localizado en China en 1948 y en Australia en 1965.

Koie (1991) indica que estas especies fueron introducidas en Europa Central al mismo tiempo que el nematodo *Anguillicola crassus* y que se realizó fácilmente a través de anguilas importadas desde Taiwan a Alemania en 1980. A este respecto, en una publicación de Koops & Hartmann (1989) se indica que a este país se importaron 35 Tm de anguilas de Taiwan y 16 Tm de Nueva Zelanda.

Ciclo biológico

Pseudodactylogyrus spp. son ovíparos y presentan un ciclo biológico holoxeno. La ovoposición está influenciada por la temperatura, siendo máxima entre 25 y 30 °C. Los huevos de *P. anguillae* eclosionan después de 40-46 días a 10 °C, mientras los huevos de *P. bini* en estas condiciones no se desarrollan o se desarrollan muy despacio. Los huevos de ambas especies tienen un mínimo tiempo de eclosión de 2 a 3 días a una temperatura de 28-30 °C. La duración de la vida de las dos especies depende, también, de la temperatura. A 10° C pueden vivir más de 200 días, mientras que sólo sobreviven de 50 a 60 días a 25 °C. A temperaturas superiores a los 30 °C la supervivencia de estos monogeneas es inferior al mes (Buchmann, 1988a, 1990).

La forma de los huevos es ovalada, en ambas especies, con un corto pedículo con función adhesiva (Golovin & Shukhgalter, 1979; Chan & Wu, 1984).

El oncomiracio de *P. bini* se mueve rápidamente en una línea curvada hacia la derecha durante 30 minutos a 19-26 °C, muriendo a las 5-6 horas (Chan & Wu, 1984). En el caso de *P. anguillae*, los oncomiracidios poseen una duración de vida entre 3 y 5 horas

entre 20 y 22 °C (Golovin & Shukhgalter, 1979).

Según Imada & Muroga (1978), los oncomiracidios de *P. anguillae* se desarrollan en 6 a 7 días a estado adulto a una temperatura de 28 °C. Este resultado es parecido al obtenido por Golovin & Shukhgalter (1979) para la misma especie.

Ambas especies se localizan exclusivamente en las branquias de los hospedadores. *P. anguillae* se encuentra principalmente en la branquia izquierda y *P. bini* en la derecha, estando la mayor parte de los ejemplares de *P. anguillae* en los arcos branquiales 3 y 4 y los de *P. bini* en los arcos 1 y 2 (Buchmann, 1988b, 1989).

2.4.2.- Orden PSEUDOPHYLLIDEA Carus, 1863

Diagnosis

Escólex con dos botrios con o sin ganchos. Proglótides anapóliticos. Estróbilo de forma variable. Segmentación externa distinguible o poco apreciable. Una única o doble genitalia en cada segmento. Testículos numerosos. Ovario posterior. Glándulas vitelinas foliculares diseminadas. Poro uterino abierto dorsal o ventralmente y poros genitales en cualquier localización. Huevos generalmente operculados sin embrionar en el momento de la puesta. El ciclo vital consta de un primer hospedador intermediario, generalmente crustáceo, que porta el procercoide, un segundo hospedador representado por peces, anfibios, reptiles o mamíferos donde se desarrolla el plerocercario y un hospedador definitivo que puede ser un mamífero, un reptil, un anfibio o un pez.

Aspectos taxonómicos

Desde que Linnaeus estableció el phylum Vermes para agrupar todos los animales vermiformes, parásitos y no parásitos, hasta la actual sistemática del grupo se han producido numerosas modificaciones gracias al estudio de taxonomistas ilustres. Entre ellos está Zeder, que en 1800, empezó a llamar gusanos planos a los cestodos, diferenciándolos del resto de helmintos. Otro paso importante fue el dado por Rudolphi (1808-1810), que nominó a este grupo como Cestoidea, aunque el término Cestoda fue sugerido más tarde por Van Beneden en 1849.

Ya en 1863, Carus, basándose en la morfología del escólex, estableció cinco familias dentro del ya aceptado nombre de Platyhelminthes: Caryophyllaeidae Van Beneden, 1850;

Tetraphyllidae Carus, 1863; Diphyllidae Carus, 1863; Pseudophyllidae Carus, 1863; y Taeniadae Baird, 1853. Con las modificaciones acontecidas en las formas monozoóticas debidas a Monticelli (1892) y su inclusión en los Cestodaria, Braun (1894-1900) adoptó, en general, la sistemática de Carus, aunque ciertos cambios fueron realizados. Las familias fueron promocionadas a órdenes: Tetraphyllidea Carus, 1863; Diphyllidea Carus, 1863; Pseudophyllidea Carus, 1863; Cyclophyllidea Van Beneden, 1853; y Trypanorhyncha Diesing, 1863. Los Caryophyllidea fueron incluidos en los Pseudophyllidea y hubo dos cambios en los nombres: Trypanorhyncha por Tetrarhynchidea y Cyclophyllidea por Taenioidea.

Después de Braun, se empezaron a realizar arreglos en el esquema taxonómico, sobretodo para emplazar nuevas especies que se iban describiendo. De esta forma en numerosas revisiones, órdenes fueron divididos, nuevos grupos fueron añadidos y algunas familias fueron transferidas de un orden a otro. Estas modificaciones taxonómicas fueron realizadas por Meggitt (1924), Poche (1926), Woodland (1927), Pintner (1928) y Southwell (1930). Este último autor organizó los Cestoda, el equivalente al Cestoidea de Rudolphi, en dos órdenes: Cestodaria Monticelli, 1892 y Eucestoda nom. nov.

A partir de 1930, cuatro excelentes monografías fueron escritas sobre los cestodos, Fuhrmann (1930), Wardle & McLeod (1952), Yamaguti (1959) y Joyeux & Baer (1961). Estas cuatro publicaciones constituyen, en gran medida, el presente conocimiento sobre estos helmintos.

2.4.2.1.- Familia BOTHRIOCEPHALIDAE Blanchard, 1849

Diagnosis

Pseudophyllidea. Estróbilo de tamaño variable, con segmentación diferenciada, que ocasionalmente puede presentar pseudometamerismo. Escólex elongado o rectangular, a veces esférico, claviforme o cordiforme, usualmente con un disco apical, que lleva ranuras dorsales y ventrales, y ocasionalmente espinas marginales. Los botrios pueden ser superficiales, profundos o pueden faltar. Los proglótides son craspédotas con surcos medios dorsales y ventrales. Dos o tres vasos excretores longitudinales medulares, dispuestos en la región testicular o lateralmente a ella. Los testículos aparecen en dos campos laterales en la zona medular y el ovario es posterior. Saco del cirro esférico de posición medial. Poros genitales dorsales y medianos, opuestos al poro uterino que es ventral. Los huevos son operculados sin embrionar en el momento de la puesta. Sus miembros son parásitos comunes de teleósteos marinos o de agua dulce; ocasionalmente en anfibios.

Aspectos taxonómicos

Schmidt (1986) reconoce cinco géneros dentro de la familia, que los agrupa según el tipo de órgano de fijación que posean. Los géneros son: *Oncodiscus*, *Taphrobothrium*, *Bothriocephalus*, *Penetrocephalus* y *Anantrum*.

Género *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808

Diagnosis

Bothriocephalidae. Escólex alargado con disco apical y botrios con márgenes dentados, que pueden unirse en el vértice. Los laterales del escólex pueden ser concavos o convexos y suelen llevar surcos longitudinales. Los proglótides son acraspédotas. Glándulas vitelinas corticales. Plerocercoides con el escólex idéntico al adulto. Parásitos cosmopolitas de peces marinos y de agua dulce.

Aspectos taxonómicos

Bothriocephalus spp. son pseudofilídeos con un ciclo de vida muy simple ya que únicamente requieren un hospedador intermediario, que normalmente es un copépodo.

En los ciprínidos europeos están descritas cuatro especies: *B. acheilognathi*, *B. opsariichthydis*, *B. gowkongensis* y *B. phoxini*, cuya distinción se efectuaba a través de las diferencias morfológicas en el escólex. Molnár (1977) sugirió una actitud, que ahora es bastante seguida, que toma como base unos resultados experimentales y la opinión anteriormente expresada por Korting (1975) y otros autores. En ella, estas especies del género *Bothriocephalus* representan a penas una, que de acuerdo a la ley de prioridad debería ser *B. acheilognathi*.

Williams & Jones (1994) sinonimizan con *B. acheilognathi* a las especies *B. gowkongensis* y *B. opsariichthydis*. Esta conclusión se fundamenta en el trabajo de Pool (1988), en el que compara 7 especies de *Bothriocephalus*, previamente citados en ciprínidos de Europa y África, mediante el estudio del escólex por microscopía de barrido. Este estudio demostró que las especies *B. fluviatilis*, *B. phoxini*, *B. aegyptiacus*, *B. kivuensis* más las dos anteriores eran sinónimos de *B. acheilognathi*.

La especie *B. scorpii* parece encerrar más de una forma. Estudios electroforéticos

revelaron dos especies diferentes: *B. gregarius*, parásita de *Psetta maxima*, y *B. barbatus* parásita de *Scophthalmus rhombus* (Renaud *et al.*, 1983, 1984). Del mismo modo, Renaud & Gabrion (1984) consideran una especie distinta a *B. funiculus* del hospedador *Ciliata mustela*.

B. scorpii se aisló por primera vez en Dinamarca en 1776 por Müller en el pez marino *Cottus scorpius*. Cooper (1918) indica más de 50 especies como hospedadores definitivos, distribuidas por todo el Océano Atlántico y Ártico.

Field & Eversole (1982) aíslan este helminto en la anguila americana (*Anguilla rostrata*) recogidas en una piscifactoría del río Cobre en Carolina del Sur. Estos autores declaran una frecuencia de parasitación del 21,1%.

Ortega (1991) cita a este cestodo en cuatro especies de peces: *Anguilla anguilla*, *Solea solea*, *Psetta maxima* y *Dicentrarchus labrax*. En este trabajo, el autor reconoce haber encontrado tres poblaciones morfológicamente diferentes, por otro lado bastante frecuente en los estudios de esta especie desde que Lonnberg (1889) descubrió la existencia de estas variaciones. Una de estas poblaciones se encuentra perfectamente delimitada a una área geográfica distinta y con un hospedador distinto (*Anguilla anguilla*).

En España, por otra parte, este helminto ha sido además citado en las especies *Gaidropsarus mediterraneus*, *Lepidorhombus wiffiagonis*, *L. bossei*, *Microchirus variegatus* y *Scophthalmus maximus* por Quinteiro en 1990. Todos los hospedadores fueron capturados en las costas gallegas.

B. claviceps (Goeze, 1782) Rudolphi, 1808 es un parásito específico del tracto digestivo de la anguila europea, aunque también ha sido indicado en la literatura científica en otras especies de peces.

Este helminto fue encontrado por el Dr. Hornyold en el intestino de *Anguilla anguilla* de la albufera de Valencia (Hornyold, 1927). Es la única referencia que hay sobre este parásito en nuestro país.

Sin embargo, en los estudios europeos realizados sobre las comunidades parasitarias de la anguila europea se ha reseñado en numerosas ocasiones este verme. En Checoslovaquia, es frecuente encontrarlo en ejemplares pescados en las cuencas del río Elbe y Danubio (Sramek, 1901; Lucky, 1953; Volf & Smisek, 1955; Vojtková, 1959; Ergens, 1961;

Moravec, 1978, 1985; Pár, 1980). En Gran Bretaña e Irlanda, se han realizado trabajos sobre la estacionabilidad e influencia del habitat en el cestodo (Thomas, 1954; Chubb, 1964b, 1982; Conneely & McCarthy, 1986; Nie & Kennedy, 1992), además de los trabajos propios de helmintofauna (Baylis, 1928; Chubb, 1961, 1963; Kane, 1966; Wootten, 1973; Kennedy, 1974; Williams & Bolton, 1985). En Polonia cabe destacar los estudios sobre la biología (Jarecka, 1959, 1963, 1964), completados en Francia por Dupont (1984) y Dupont & Gabrion (1986).

Como ampliación a lo anterior y como consecuencia de estudios parasitofaunísticos, indicamos las referencias encontradas sobre *B. claviceps* en distintos países de nuestro entorno. En Alemania (Engelbrecht, 1958; Seyda, 1973); Yugoslavia (Kazic *et al.*, 1982); Hungría (Molnár, 1970); Rusia (Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964); Portugal (Saraiva & Chubb, 1989); Dinamarca (Koie, 1988a); y Polonia (Sulgostowska, 1993).

B. claviceps no es el único botriocéfalo citado en las especies del género *Anguilla*. Yamaguti (1959) en su *Systema Helminthum* recoge, además, *B. anguillae* Leeuwenhoek, 1722 en *A. anguilla*, *B. japonicus* Yamaguti, 1934 en *A. japonica* y *B. travassosi* Tubangui, 1938 en *A. mauritiana*.

2.5.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE LOS NEMATODOS

El encuadre taxonómico de los nematodos encontrados en el presente trabajo, siguiendo hasta el taxón de orden a Maggenti (1970)¹ y Anderson (1992) para el resto de los taxones, es el siguiente:

Phylum NEMATODA Cobb, 1919

Clase ADENOPHOREA (=APHASMIDIA) Chitwood, 1958

Orden ENOPLIDA Chitwood, 1933.

Superfamilia TRICHINELLOIDEA Roman, 1965

Familia TRICHURIDAE (Ransom, 1911) Railliet, 1915

Subfamilia CAPILLARIINAE Railliet, 1915

Género *Pseudocapillaria* Freitas, 1959

Clase SECERNENTEA (=PHASMIDIA) Dougherty, 1958

Orden ASCARIDIDA Skrjabin & Schulz, 1940

Superfamilia SEURATOIDEA Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959

Familia QUIMPERIIDAE (Gendre, 1928) Baylis, 1930

Subfamilia QUIMPERIINAE Gendre, 1928

Género *Paraquimperia* Baylis, 1934

Orden SPIRURIDA Chitwood, 1933

Suborden SPIRURINA Railliet, 1914

Superfamilia HABRONEMATOIDEA

Familia CYSTIDICOLIDAE Skrjabin, 1946

Género *Spinitectus* Fourment, 1883

¹ Maggenti (1970) en: The Organization of Nematodes, Academic Press, 1976, 439 págs.

2.5.1.- Orden ENOPLIDA Chitwood, 1933

Diagnosis

Nematoda. Enoplida. Vermes con sedas cefálicas dispuestas en la papila labial anterior. Glándulas caudales y glándulas esofágicas abiertas, dentro de la cavidad bucal. Papilas caudales ausentes o poco numerosas. Sistema excretor sin canales laterales y conducto terminal sin alinear con la cutícula. Sin fasmidios. Esófago cilíndrico o con glándulas esofágicas libres en el pseudoceloma, formando un esticosoma o un trofosoma. Huevos generalmente sin embrionar, con tapones polares. Larva del primer estadio frecuentemente con estilete y generalmente infectiva para el hospedador final.

Aspectos taxonómicos

Siguiendo la clasificación de Anderson (1992) para la C.A.B., el orden Enoplida incluye tres superfamilias: Dioctophymatoidea, Trichinelloidea y Muspiceoidea.

Andrassy (1976) dentro del orden consideró tres subordenes Enoplina, Oncholaimina y Tripylina.

Se han propuesto esquemas taxonómicos que difieren del citado anteriormente, muestra de ellos son: Skrjabin & Shultz (1928) que agrupan dentro del suborden Trichocephalata a la familia Capillariidae, de interés en nuestro trabajo, la consideración por Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, (1964) del orden Trichocephalida o la taxonomía de Schmidt & Roberts (1989) que consideran el orden Trichurata dentro del cual se encuadra a la familia anteriormente citada.

2.5.1.1.- Superfamilia TRICHINELLOIDEA Roman, 1965

Diagnosis

Enoplida. Con el intestino de forma normal, tubular, o modificado en forma de saco o trofosoma. Ano presente o ausente. Vulva de posición variable, cerca del anillo nervioso, al final del esófago o cerca de la región media de éste. Uno, dos o tres esticosomas. Huevos con o sin una envoltura membranosa, y filamento polar. Hembras ovíparas o vivíparas.

Aspectos taxonómicos

Antes de su creación por Roman en 1965, las especies incluidas en ella, se agruparon en diferentes taxones. Prueba de ello es que Yorke & Maplestone (1926) consideraron a la superfamilia *Trichuroidea* Railliet, 1916, con tres familias: *Trichuridae* Railliet, 1915; *Trisomoididae* Yorke & Maplestone, 1926 y *Trichinellidae* Ward, 1907.

La diagnosis que indicó Roman para la superfamilia fue:

"Eunematoda, con el extremo anterior filiforme. Esófago en forma de tubo delicado que se extiende por el centro de una cadena de finas células. Macho con una delicada espícula o carece de ella".

Yamaguti (1961) en su obra, no considera ninguna superfamilia y crea el orden *Trichuridea* Yamaguti, 1961 (= *Trichinelloidea* Hall, 1916) para agrupar entre otras a la familia *Trichuridae* Railliet, 1915, donde incluye las subfamilias *Capillariinae* y *Trichurinae*.

Anderson & Bain (1982), considerando ya a la superfamilia *Trichinelloidea*, la dividen, en tres familias, atendiendo a la localización de la vulva, viviparidad u ovoviviparidad, forma del intestino y presencia o ausencia de ano. Las familias consideradas son: *Trichuridae* (Ransom, 1911) Railliet, 1915, *Trichinellidae* Ward, 1907 y *Cystoosidae* Skrjabin, 1923. Este mismo esquema taxonómico es el adoptado por los autores de las C.I.H. *Keys to the nematode parasites of vertebrates* de la C.A.B. (1974-83) y Anderson (1992).

Algunos autores, como Vicente *et al.*, (1985) siguen considerando a la superfamilia *Trichuroidea* en sus trabajos.

La estructura del esófago permite distinguir a esta superfamilia de otros nematodos. El esófago consta de una parte anterior, corta, muscular y de una larga porción posterior glandular denominada esticosoma. Esta última está formada por un estrecho tubo compuesto de miofilamentos alrededor del cual existe un epitelio de células secretoras. Junto al tubo hay de una a tres filas de grandes células glándulares desnudas (esticocitos) cada una de las cuales se comunica a través de un único poro con la cutícula que delimita la luz del esófago (Wu, 1955; Wright *et al.*, 1985).

El extremo anterior de esta superfamilia contiene casi exclusivamente al esticosoma y es generalmente, mucho más estrecho que la porción posterior, que contiene los órganos

reproductores. La condición extrema, la representa el género *Trichuris*.

Afectan a un amplio rango de hospedadores y muy pocas especies se localizan en el bazo o hígado (*Calodium hepaticum* sinónimo *Capillaria hepatica*), ya que la gran mayoría se asocia con los epitelios, como Wright (1989) apunta en su excelente revisión.

Los huevos, generalmente, poseen una gruesa cubierta con estructuras polares albuminoideas en forma de tapón, que les otorga una forma de limón o barril. Son usualmente ovopositados sin embrionar, como en los géneros *Capillaria* y *Trichuris*, pero en otros géneros, como *Trichinella*, embrionan en el mismo útero.

El hospedador final resulta infestado, por el primer estadio larvario, aunque en algunos casos, se precisa de un hospedador intermediario.

2.5.1.1.1.- Familia TRICHURIDAE (Ransom, 1911) Railliet, 1915

Diagnosis

Trichinelloidea. Esticocitos de forma similar, alineados a lo largo de toda la longitud del esófago, o alargados en la zona anterior y cortos en la posterior, dispuestos irregularmente en esta última zona. Uno o tres esticosomas. Cuerpo normalmente filiforme, pero ocasionalmente expandido postesofágicamente. Intestino de forma tubular. Ano presente. Vulva cerca del extremo posterior del esófago. Ovíparos. Extremo posterior del macho curvado, ventral o dorsalmente, o sin curvar. Espícula, generalmente, bien desarrollada. Cirro, usualmente presente, con una cuticularización variable, con o sin espinas o tubérculos. Cloaca con una fina pared muscular, anterior y posterior, al punto de salida de la espícula o con una gruesa pared anterior al punto de salida de la espícula y delgada posteriormente. Huevos embrionados o sin embrionar, sin envoltura membranosa o filamento polar. Parásitos de la piel y vísceras de vertebrados.

Sinonimia

Trichocephalidae Baird, 1853; Trichosomidae Leiper, 1912.

Aspectos taxonómicos

Desde el punto de vista taxonómico, estos nematodos representan un grupo de

helmintos frecuentemente problemático, debido principalmente al inadecuado conocimiento morfológico de las especies, cuyo estudio resulta muchas veces pobre, ya que muchas de ellas se han descrito, únicamente, basándose en las características de la hembra e incluso de los huevos. Incluye las formas evolutivamente más primitivas.

La situación es complicada por las sustanciales diferencias de opinión entre diversos autores y el distinto valor taxonómico asignado a varias características de estos nematodos. Así, entre otros, Skrjabin *et al.*, (1957) y Moravec (1980) no tienen en cuenta a la familia Trichuridae y consideran la familia Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936.

Yorke & Maplestone (1926) consideraron a la familia Trichuridae Railliet, 1915, en la que establecieron dos subfamilias :

- Trichurinae Ransom, 1911, con los géneros: *Trichuris* Roederer, 1761, *Sclerotrimum* Rudolphi, 1819 y *Oncophora* Diesing, 1851.
- Capillariinae Railliet, 1915, con los géneros: *Capillaria* Zeder, 1800 y *Hepaticola* Hall, 1916; *Eucoleus* Dujardin, 1845.

Vicente *et al.*, (1985) en sus trabajos, no considera ninguna subfamilia y establece los géneros integrantes de la familia Trichuridae, en base principalmente, a las características morfológicas de la espícula y su vaina. Así, considera a los géneros *Capillaria* Zeder, 1800; *Freitascapillaria* Moravec, 1982; *Pseudocapillaria* Freitas, 1959; *Paracapillaria* Mendonça, 1963 y *Capillostrongyloides* Lent & Freitas, 1935.

Anderson (1992) lista dentro de la familia Trichuridae tres subfamilias:

- Trichurinae Ransom, 1911, con un único género *Trichuris* Roederer, 1761.
- Trichosomoidinae Hall, 1916, con los géneros *Anatrichosoma* Smith & Chitwood, 1954; *Trichosomoides* Railliet, 1895.
- Capillariinae Railliet, 1915, con los géneros *Aonchotheca*, *Baruscapillaria*, *Calodium*, *Capillaria*, *Eucoleus*, *Pearsonema*, *Schulmanella*.

Subfamilia CAPILLARIINAE Railliet, 1915

Diagnosis

Trichuridae. Cuerpo filiforme, aunque excepcionalmente, puede presentar un

engrosamiento posterior. Región esofágica, generalmente, menor que la postesofágica. De 20 a 60 esticocitos en una o tres filas. Extremo caudal del macho recto o curvado ventralmente. Suelen presentar un cirro, a menudo variablemente cuticularizado. Cloaca con una pared muscular delgada anterior y posteriormente al punto de salida de la espícula. Huevos generalmente sin embrionar. Parásitos de la piel, vísceras, bazo, sistema respiratorio y sistema excretor de vertebrados.

Aspectos taxonómicos

La clasificación de esta subfamilia, es una de las más difíciles e insatisfactorias dentro de los nematodos. Hay aproximadamente 300 especies descritas en *Capillaria sensu lato* y parasitan un amplio rango de hospedadores desde peces a aves o mamíferos.

Han sido numerosos los intentos de establecer los géneros integrantes, pero ninguno de ellos ha tenido una acogida unánime o un completo sentido biológico.

Skrjabin *et al.*, (1957) en una de las más intensas descripciones de la subfamilia Capillariinae reconoce 5 géneros: *Capillaria*, *Hepaticola*, *Thominx*, *Skrjabinocapillaria* y *Eucoleus*, algunos de los cuales habían sido o son aún considerados por otros autores como sinónimos o subgéneros de *Capillaria*. Los géneros *Skrjabinocapillaria* y *Eucoleus* carecen de espícula, *Thominx* presenta la vaina espicular espinosa y *Capillaria* y *Hepaticola*, ambos con la vaina espicular sin espinas, se diferencian, según estos autores, porque la hembra de *Capillaria* libera sus huevos al medio externo, mientras que los huevos de *Hepaticola* no emergen al exterior.

En 1981, Moravec apuntó la invalidez de el género *Thominx* y lo sinonimizó con el género *Capillaria*. Posteriormente, algunas especies listadas pertenecientes al género *Thominx*, como las citadas por Skrjabin *et al.* (1957), fueron transferidas por Moravec (1982) a otros géneros.

Anderson & Bain (1982) discuten los caracteres elegidos para diferenciar los distintos géneros, presencia o ausencia de espículas, cirro con o sin espinas o tubérculos y establecen como sinónimos de *Capillaria* cuatro de los géneros descritos por Skrjabin *et al.* (1957), junto con 16 géneros más propuestos hasta 1978. Respecto a estos caracteres sistemáticos hay que indicar que Moravec (1982, 1983a, b) considera la estructura del extremo posterior del macho como el rasgo más importante a la hora de establecer la separación entre las especies de *Capillaria*.

Moravec, en 1982, reconoce el estado de confusión en el que se encuentra la subfamilia y propone provisionalmente 16 géneros y 5 subgéneros, con los cuales crea una clave sistemática. Desafortunadamente no todas las especies conocidas en Capillariinae pueden asignarse o se ajustan a los géneros considerados por Moravec en este estudio.

Vicente *et al.* (1985), como hemos citado anteriormente, en base principalmente a las características morfológicas de la vaina espicular y espícula, considera los siguientes géneros:

- *Capillaria*, con la vaina espicular espinosa.
- *Freitascapillaria*, con la vaina espicular no espinosa y sin espícula.
- *Pseudocapillaria*, con la vaina espicular no espinosa, con espícula y bolsa membranosa ausente o reducida.
- *Paracapillaria*, con la vaina espicular no espinosa, con espícula y bolsa membranosa bien desarrollada y sustentada por dos radios, a lo largo del margen de la bolsa.
- *Capillostrongyloides*, con la vaina espicular no espinosa, con espícula y bolsa membranosa bien desarrollada y sustentada por dos lóbulos redondeados.

Anderson (1992) basándose fundamentalmente, en la sistemática de Moravec, anteriormente mencionada, y en la de Skrjabin *et al.* (1957) para aquellas especies no mencionadas por Moravec. Agrupa los siguientes géneros, dentro de la subfamilia Capillariinae: *Aonchotheca*, *Baruscapillaria*, *Calodium*, *Capillaria*, *Eucoleus*, *Pearsonema* y *Schulmanella*.

Género *Pseudocapillaria* Freitas, 1959

Diagnosis

Capillariinae. Cuerpo filiforme y boca simple. Cutícula con bandas bacilares ventrales, dorsales y laterales. Esófago largo, incrementando su anchura posteriormente. Machos con el ano terminal o subterminal. Pueden presentar pequeñas alas caudales membranosas o una estructura en forma de bursa en el extremo posterior, pero muy reducida o ausente. Una única espícula y una vaina o envoltura de la espícula sin espinas en su superficie. Hembra con la vulva cerca del final del esófago. Ovíparos. Huevos de cascara gruesa, con forma de limón y tapones en cada extremo.

Aspectos taxonómicos

Freitas, en 1959, establece el género *Pseudocapillaria* separándolo del género *Capi-*

llaria en base a la morfología general y especialmente a la estructura del extremo caudal del macho, que presenta una bolsa espicular no espinosa. Posteriormente, Moravec (1982, 1987) considera al género *Pseudocapillaria* como válido en sendas revisiones de la familia Capillariidae.

Moravec (1982) subdivide el género *Pseudocapillaria* en dos subgéneros: *Pseudocapillaria* (*Pseudocapillaria*) Freitas, 1959, para las especies que no presentan membrana cuticular dorsal en el extremo posterior del macho y *Pseudocapillaria* (*Ichthyocapillaria*) Moravec, 1982, para los miembros que muestran una membrana cuticular dorsal en el extremo posterior del macho.

Moravec *et al.* (1984) reseñan *P. brevispicula* en algunas especies de peces de acuario. Esta especie siempre ha estado encuadrada dentro del género *Capillaria*, incluso en una revisión de especies del género parásitas de peces de Europa realizada por uno de los autores (Moravec, 1980). Posteriormente esta especie es sinonimizada con *P. tomentosa*, que se justifica al considerar que la variación en la longitud de la espícula, motivo de la separación entre las dos especies, está dentro de los límites de variabilidad intraespecífica (Moravec & Nagasaka, 1989).

En 1987, Moravec realiza una revisión sobre los nematodos capiláridos (subfamilia Capillariinae) parásitos de peces. En esta revisión señala 38 especie válidas. Según este autor, estas especies están incluidas en 9 géneros diferentes, que supone una nueva clasificación en contradicción con algunos autores que consideran todos los capiláridos pertenecientes al género *Capillaria*.

En su revisión, Moravec (1987), lista un total de seis especies pertenecientes al subgénero *Pseudocapillaria*: *P. (P.) carangi* Parukhin, 1971, *P. (P.) echenei* Parukhin, 1967, *P. (P.) magalhaesi* Lent & Freitas, 1937, *P. (P.) microspicula* Mamaev, Parukhin & Baeva, 1963, *P. (P.) sphyraeni* Parukhin, 1971 y *P. (P.) tomentosa* Dujardin, 1843.

En 1988, dos especies más pertenecientes a este subgénero, *P. bairae* Justine & Radujkovic, 1988 y *P. parablennii* Moravec, Orechia & Paggi, 1988, fueron descritas en Yugoslavia e Italia a partir del mismo hospedador, un pez marino denominado *Parablennius gattorugine* (Justine & Radujkovic, 1988; Moravec *et al.*, 1988).

Moravec *et al.*, (1993) vuelven a tener en cuenta el género *Pseudocapillaria*, tal como hemos citado anteriormente, para describir una nueva especie, *P. indica* en *Channa gachua*.

Esta especie es la segunda descrita dentro del subgénero *Pseudocapillaria* junto a *P. tomentosa* que aparece en peces de agua dulce.

P. tomentosa es una especie eurixena, pudiendo tener como hospedadores definitivos numerosas especies pertenecientes a diversas familias de peces de agua dulce (Moravec, 1971, 1987). Aunque los principales hospedadores son ciprínidos (Moravec, 1980).

Las referencias encontradas sobre reseñas de especies dentro del género *Pseudocapillaria* en *Anguilla* spp. se limitan a dos trabajos europeos. Koie (1988a) cita *P. tomentosa* en el intestino de *A. anguilla*, procedentes del lago Esrum en Dinamarca, con una prevalencia en la parasitación del 8,3%. Un año más tarde, Saraiva & Chubb, encuentran este mismo nematodo en el mismo hospedador proveniente del río Este al norte de Portugal.

Para finalizar la revisión bibliográfica del género debemos señalar que con el nombre científico de *Capillaria brevispicula* ha sido, probablemente, citada *P. tomentosa* en *Anguilla anguilla* procedentes del Lago Skadar de la antigua Yugoslavia (Kazic *et al.*, 1982).

2.5.2.- Orden ASCARIDIDA Skrjabin & Schulz, 1940

Diagnos

Nematoda. Secernentea. Gusanos robustos normalmente grandes. Extremo anterior trirradiado (excepto en algún Seuratoidea). Con 2 ó 3 pares de papilas caudales en posición dorsolateral. Esófago variable en forma, pero no dividido en una parte muscular corta y otra glandular larga. Intestino con o sin divertículo anterior. Ventosa preanal presente o ausente en los machos. Espículas iguales o desiguales. Normalmente, se encuentran en el intestino del hospedador definitivo. Excepto en Subuluroidea, el desarrollo de los estados larvarios preinfestantes para el hospedador definitivo no ocurre enteramente en el hospedador intermediario. Parásitos de vertebrados.

Aspectos taxonómicos

El orden Ascaridida fue creado por Skrjabin & Schulz en 1940 para los subórdenes Oxyurata Skrjabin, 1923 y Ascaridata Skrjabin, 1915.

La primera información de un parásito humano, ahora ya conocido como ascárido, se encontró en el papiro de Ebers (700 a. de C.). Hipócrates (460-377 a. de C.) introdujo los

términos "helminthos" y "ascaridos". Aristóteles (384-322 a. de C.) describió un áscaris del hombre y otros helmintos. Linneo, fundador de la taxonomía de animales y plantas, estableció en 1758, junto con otros géneros de helmintos, el género *Ascaris*, con su especie tipo *A. lumbricoides* (parásito humano).

En años posteriores, otros autores (Goeze, Müller, Rudolphi, etc.) completaron este género con nuevas especies. Zeder, en 1800, describió un nuevo género, *Goezia*, en peces. A mitad del siglo XIX varios autores crearon siete géneros más: Hemprich & Ehrenberg (1828) establecieron *Crossophorus*; Diesing (1839), *Heterocheilus*; Dujardin (1845), *Anisakis*, *Ascaridia*, *Polydelphis* y *Heligmus*; Molin (1858), *Acanthocheilus*.

Baird (1853) reunió las formas conocidas hasta ese momento en la familia Ascaridae.

Aparte de los trabajos de estos autores, el de Dujardin sugiere dividir el género *Ascaris* en base a la estructura del canal digestivo. De acuerdo con esto, divide los ascáridos en cuatro grupos:

- a) Ascáridos con esófago ancho y con ventrículo presente o ausente: incluyó en este grupo formas procedentes de mamíferos, algunas especies de aves, reptiles y peces, y una de un insecto.
- b) Ascáridos en los que junto con el esófago hay una distinción del ventrículo y un ciego saliendo del intestino: Dujardin incluyó doce formas dentro de este grupo, obtenidas sobretodo de peces y aves.
- c) Ascáridos en los que había dos ciegos, uno esofágico y otro intestinal: el autor incluye en este grupo cinco especies recogidas en peces y aves acuáticas.
- d) Ascáridos con un apéndice esofágico recorriendo desde el intestino posterior hasta el esófago, junto al intestino: Dujardin incluye dentro de este grupo una especie ahora conocida como *Raphidascaris acus*.

La división del género *Ascaris* por Dujardin tuvo algunos aspectos positivos, aunque los investigadores en la segunda mitad del siglo XIX no estuviesen de acuerdo en muchas de sus conclusiones. A principios del siglo XX el número de especies de ascáridos que se describieron fue elevado. Frecuentemente los autores de este periodo establecieron criterios genéricos de acuerdo con caracteres ecológicos, entre ellos, encontrarlos en nuevos

hospedadores. Stossich (1896), en su monografía de los ascáridos, menciona 218 especies. Hall (1916) indica que en Catálogo de la Sección Zoológica, Oficina de Cría y Reproducción de Ganado Vacuna se enumeran 1.000 especies dentro del género *Ascaris*.

A principios de este siglo la taxonomía de los ascáridos sufrió continuas revisiones, por ello resultó una división de distintos géneros a partir del género *Ascaris*.

Railliet & Henry (1912) establecen dos géneros, *Contraecum* y *Porracaecum* y dividen la familia Ascaridae en cuatro subfamilias: Ascarinae, Anisakinae, Heterakinae y Heterocheilinae. Poco después, en 1915, la última subfamilia nombrada la elevaron al rango de familia. En el mismo año estos autores crearon el género *Raphidasca*. Tres géneros: *Acanthocheilus* Molin 1858, *Echinonema* Linstow, 1898 y *Heligmus* Dujardin, 1845, no se incluyeron en el sistema de clasificación de Railliet & Henry, 1912.

En 1914, los mismos autores pasan representantes de la familia Ascaridae a la subfamilia Heterakinae, formando para ellos una familia independiente. En 1915, los autores establecieron la superfamilia Ascaroidea, en la que se incluye las familias Ascaridae, Heterocheilidae y Heterakidae. También en este año, Skrjabin une todos los ascáridos en el suborden Ascaridata, y en 1940, junto a Schultz, describe el orden Ascaridida, en el que incluye los subórdenes Ascaridata y Oxyurata. Baylis (1920) revisó la taxonomía de los heterocheílidos y estableció una nueva subfamilia, Crossophorinae. Travassos, en 1919, eleva el género *Ascaridia* a una subfamilia especial, Ascaridiinae.

En la clasificación de Travassos (1924), el suborden Ascaridae queda subdividido en tres familias: Ascaridae, Heterocheilidae y Oxiascaridae.

Yorke & Meplestone (1926), en su monografía de nematodos de vertebrados, excluyen del suborden Ascaridata a la familia Oxyascaridae, poniéndola en el suborden Oxyurata. Además describieron un nuevo género, *Parascaris*, y dieron una lista de los géneros y especies de ascáridos.

La taxonomía de los ascáridos fue motivo de una revisión realizada por científicos rusos. En base a un detallado análisis de los datos disponibles en la literatura, Skrjabin & Karokhin (1945) reconstruyeron totalmente los gigantescos grupos taxonómicos del suborden Ascaridata. Los cambios más significativos son los de la familia Heterocheilidae, la cual es dividida en tres familias independientes: Heterocheilidae, Goeziidae y Anisakidae. Las bases para la reconstrucción de la familia Heterocheilidae fueron las considerables diferencias

morfológicas y anatómicas entre los dos grupos de helmintos incluidos en ésta.

Lopez-Neyra (1947) incluye dentro del suborden Ascaridata, junto con Strongylata y Rhabditoidea, en el orden Rhabditida. Hace un resumen, de la clasificación de Baylis & Daubney (1926) hasta el rango de familia, admitiendo cinco órdenes, entre los que se encuentra Ascaroidea, con las catorce familias siguientes: Ascaridae, Heterakiidae, Atractidae, Rhabditidae, Oxyascaridae, Oxyuridae, Kathlaniidae, Mermithidae, Anguillulidae, Trilobidae, Alamidae, Chaetosomatidae, Desmocolocidae y Oncholaimidae.

Este autor, en su "Parasitología Animal" (1947), dice: "La constitución de la extremidad cefálica, con sus órganos externos e internos, entre ellos el comienzo del aparato digestivo, proporcionaron datos de primer orden para el conocimiento filogenético de los nematodos y su sistemática; para la designación precisa ha habido que establecer una glosología peculiar, cuyos términos más habituales ha ideado Steiner (1933)".

En una segunda publicación incluye una clave de los órdenes que poseen nematodos parásitos, entre los que se encuentra el Orden Ascaridata (Railliet & Henry, 1915). Esquemáticamente, divide el orden Ascaridata en dos familias: Ascaridae Baird, 1853 y Heterocheilidae Railliet & Henry, 1915. Dentro de la primera familia incluye dos subfamilias: Ascarinae (Railliet & Henry, 1912) Travassos, 1913 y Ascaridiinae Travassos, 1919. Dentro de la segunda familia introduce cinco subfamilias. Anisakinae Railliet & Henry, 1912; Goeziinae, Travassos, 1912; Crossophorina Baylis, 1920; Heterocheilinae Railliet & Henry, 1912; y Acanthocheilinae Wueker, 1930.

Hasta este momento no hemos citado los trabajos realizados por los autores soviéticos, ya que hemos preferido mencionarlos en conjunto, intentando así dar una visión más completa de los mismos.

La creación, en 1915, de los Institutos de Investigación Helmintológica de la Unión Soviética, marca el comienzo del estudio en este campo.

Skrjabin (1923) publica "Parasitic Nematodes of the freshwater fauna of European and partly Asian USSR", donde establece el suborden Oxyurata, específico de los oxiúridos, que hasta entonces se habían estado incluyendo en el suborden Ascaridata Skrjabin, 1915, o en la superfamilia Ascaridoidea Railliet & Henry, 1915. Dicho suborden es aún considerado independiente del suborden Ascaridata, y ambos forman el orden Ascaridida Skrjabin & Schulz, 1940. En base a un detallado análisis de los datos disponibles en la literatura, Skrjabin

& Karokhin (1945) reconstruyen totalmente los gigantescos grupos taxonómicos del suborden Ascaridata. Los cambios más significativos son los de la familia Heterocheilidae, la cual dividen en tres familias independientes: Heterocheilidae, Goeziidae y Anisakidae. Las bases por la reconstrucción de la familia Heterocheilidae fueron las considerables diferencias morfológicas y anatómicas entre los grupos de helmintos incluidos en ésta.

Mozgovoi (1953), en un estudio sobre el suborden Ascaridata, presenta una clasificación en donde establece dos superfamilias, *Ascaroidea* Railliet & Henry, 1915 y *Anisakoidea* Mozgovoi, 1950.

Chabaud (1957, 1965) realiza dos clasificaciones del orden. En la primera, dentro del orden Ascaridia incluye cinco superfamilias: *Cosmocерcoidea* Skrjabin & Shikhobalova, 1925; *Ascaroidea* Railliet & Henry, 1915; *Heterakoidea* Chabaud, 1957; *Subuluroidea* Travassos, 1930 y *Oxyuroidea* Railliet, 1916. En la segunda, incorpora al orden a la superfamilia *Seuratoidea* Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959.

Yamaguti (1965) crea el orden *Ascarididea* para la superfamilia *Ascaroidea*, introduciendo tres familias en él: *Ascarididae*, *Heterocheilidae* y *Oxyascarididae*. Además incluye una clave sistemática para las familias, subfamilias y géneros de este nuevo orden.

En 1974 se publica el primer número de la serie "C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates" de la C.A.B., en el que después de una introducción general, se da un glosario de los términos más utilizados en taxonomía, así como las claves de clasificación para las subclases y los distintos órdenes. Esta sistemática es la que hemos utilizado en el encuadre taxonómico de los nematodos encontrados, que aparece al comienzo de esta revisión.

2.5.2.1.- Superfamilia SEURATOIDEA Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959

Diagnosis

Ascaridida. Nematodos con esófago corto, simple y cilíndrico, o corto y dividido en dos partes teniendo o no el mismo diámetro. Parte faríngea del esófago presente o ausente. Labios ausentes o muy reducidos y variables. Abertura oral a veces alargada dorsoventralmente.

Aspectos taxonómicos

La superfamilia Seuratoidea fue creada en 1959 por los autores franceses Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo para agrupar los numerosos géneros arcaicos que se originaron de la superfamilia Cosmocercoidea. Incluyeron en ella 17 géneros, 5 de los cuales habían aparecido antes en la superfamilia Thelazoidea: *Skrjabinelazia* Sypliakova, 1930; *Cottocomephoromnema* Layman, 1933; *Haploneuma* Ward & Magath, 1916; *Ichthyobronema* Gnedina & Ssavina, 1930; y *Omeia* Hsü, 1933.

Chabaud *et al.* colocaron esta nueva superfamilia entre los órdenes Ascaridida y Spirurida, pero asignándola a la primera. Estos autores escribieron: "De acuerdo con la morfología de las formas maduras y la morfología de las larvas, de las cuales es conocida la última, Seuratoidea debe asignarse a Ascaridida. Esta superfamilia también está relacionada genéticamente con Spirurida" (Chabaud *et al.*, 1960).

En 1941, Skrjabin presentó un esquema aislando los géneros incluidos entre Spirurida y Ascaridida, como el grupo Spiro-Ascaridata (Skrjabin, 1941, 1946). El esquema presentado por los científicos franceses muestra similitud con el de Skrjabin (1941), aunque su trabajo no es mencionado en los artículos franceses (1959, 1960) ni tampoco aparece en su bibliografía, quizás por desconocimiento del mismo.

Yamaguti, en 1961, no reconoce esta superfamilia.

Le Van Hoa & Pham-Ngoc-Khue (1971) descubren algunos géneros que ligaban estrechamente algunos Seuratoidea con los Cucullanidae, y es ahora necesario seguir a Inglis (1967) e incluir Cucullanidae en la superfamilia Seuratoidea. Desde que el taxón supragenérico más antiguo es el Cucullanidae (Cobbold, 1864), la superfamilia debe ser llamada Cucullanoidea. Desde que los autores soviéticos elevaron el único grupo de los Cucullanidae a superfamilia y casi a un nivel de suborden, es preferible, como demostró Le Van Hoa & Pham-Ngoc-Khue, preservar el taxón Seuratoidea para evitar confusiones.

Skrjabin & Ivaschkin (1968) creyeron que la superfamilia Seuratoidea era innecesaria, y distribuyeron sus géneros entre cuatro subórdenes: Cucullanata, Ascaridata, Spirurata y Oxyurata, asumiendo que Cucullanata es la unión entre Ascaridata y Spirurata. Los dos conceptos del grupo son en realidad fundamentalmente similares. Las principales y variadas ramas divergen desde su origen común en Cosmocercoidea. Se individualizaron sistemáticamente hacia diferentes niveles en los sistemas: hacia un nivel bajo en el sistema

soviético, y hacia un nivel un poco más alto en nuestro sistema.

Retienen el taxón Seuratoidea por las siguientes razones: Cucullanidae tiene pocos géneros pero muchas especies, y se caracteriza, como dijo Inglis, por una evolución única: la formación de una cavidad bucal a partir de una extensión del extremo anterior del esófago llamado "oesophastome" (Inglis, 1967). No es posible teóricamente considerar los cucullánidos como una conexión entre Ascaridata y Spirurata. De hecho, Seuratoidea, cuando se consideró como un conjunto, indicó claramente los ancestros genéricos arcaicos de Heterakoidea, Subuluroidea, Cucullanidae, Thelazioidea, Rictularioidea y Camallanoidea, y como se dijo en algunos otros, derivando del Cosmocercoidea.

Desde un punto de vista práctico, la supresión del Seuratoidea no resultaría una disminución de taxones, ya que serían necesarios un suborden para Cucullanidae. Finalmente, debido a sus pequeños labios y relativamente esófago simple. Los seuratoideos son fácilmente separables de los otros grupos de nematodos, ya que la superfamilia contiene todos y cada uno de los caracteres más primitivos del género. La definición de Heterakoidea, Subuluroidea, Cucullanidae, Thelazioidea, Rictularioidea y Camallanoidea se simplifica mucho.

La superfamilia Seuratoidea fue originariamente tomada de una familia dividida en siete subfamilias. Inglis, en 1969, desarrolla la sistemática reconociendo 4 familias, llamadas:

- Seuratidae, con Seuratinae y Skrjabinelaziinae.
- Schneidernematidae, con Schneidernematinae y Echinonematinae.
- Quimperiidae, con Quimperiinae y Omeiinae.
- Cucullanidae.

Le Van Hoa & Pham-Ngoc-Khue (1967) descubrieron la subfamilia Campanarougetinae, la cual establece claramente las afinidades entre Quimperiidae y Cucullanidae. Estas afinidades fueron posteriormente apoyadas por el descubrimiento de Oceanicucullanidae (=Chitwoodiidae) y Chitwoodchabaudiidae.

Finalmente, en 1968, Mawson halló la subfamilia Inglisonematinae, y en 1971 Quentin mostró que Echinonematinae podría incluirse en Seuratidae, y no en Schneidernematidae. La clasificación aquí establecida está de acuerdo con Inglis, 1967, realizando las siguientes modificaciones:

- a) Echinonematinae, incluida en Seuratidae

- b) Inglisonematinae, en Schneidernematinae
- c) Gendriinae, en Quimperidae (Boyce, 1961)
- d) Campanorougetiinae, en Cucullanidae.
- e) Oceanicucullanidae, en Campanarougetiinae.
- f) Chitwoodchabaudiidae se añade a la superfamilia.

Desde 1961 la biología de cierto número de géneros perteneciente a Seuratoidea se han investigado: *Seuratum* (Quentin, 1970), *Cucullanus* (Van Hoa & Pham-Ngoc-Khue, 1967), etc.

Numerosos géneros nuevos se describieron y unas cuantas formas conocidas se han redescrito. Las principales innovaciones en la clasificación de la superfamilia desde la publicación del tratado de zoología de Grassé se indican más adelante en la revisión de la familia Quimperidae.

Autores rusos como Skrjabin, Sobolev o Ivashkin (1971) indican que la superfamilia Seuratoidea podría reemplazar en cierto modo al grupo hipotético Spiro-camallanata creado por Skrjabin (1941, 1946) y reorganizan la superfamilia Thelazioidea, excluyendo el género *Skrjabinelazia*.

En 1974, Chabaud en el número 1 de C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, una clave para las superfamilias del orden Ascaridata. Más tarde, en 1978, este mismo autor publica en el número 6 las claves de familias y géneros de la superfamilia Seuratoidea. En este trabajo agrupa en Seuratoidea a cinco familias: Seuratidae, Schneidernematidae, Quimperidae, Chitwoodchabaudiidae y Cucullanidae. Esta sistemática se mantiene en el trabajo de Anderson (1992), que es la que hemos utilizado en el encuadre taxonómico.

2.5.2.1.1.- Familia QUIMPERIIDAE (Gendre, 1928) Baylis, 1930

Diagnosis

Seuratoidea. Nematodos con labios reducidos o ausentes. No presentan cápsula bucal. El esófago puede estar o no dividido. Ventrículo y divertículo intestinal ausente. Machos con una ventosa preanal usualmente presente, con espículas iguales y con o sin *gubernaculum*. La hembra con útero anfídelfo, presenta la vulva en la mitad posterior del cuerpo. Ovíparos. Parásitos de peces y ocasionalmente de anfibios.

Aspectos taxonómicos

En 1930, Baylis estableció la familia Quimperiidae para el género *Quimperia* Gendre, 1926 y *Geandria* Baylis, 1930, comprendiendo especies de nematodos parásitos de peces africanos. Esta familia la incluyó en el orden Ascaroidea e indicó que esta familia poseía ciertas similitudes con la familia Kathlaniidae Yorke & Meplestone, 1926. En posteriores años se describieron nuevos géneros que se introdujeron en la familia Quimperiidae: *Paraquimperia* Baylis, 1934, *Paragendria* Baylis, 1939, *Metaquimperia* Karve, 1941 y *Buckleyinema* Ali & Singh, 1954.

Moravec (1966a) indicó la necesidad de transferir el género *Pingus* Hsü, 1933 desde la familia Haplonematidae Sudarikov & Ryzhikov, 1952 a la familia Quimperiidae. Este género se estableció para la especie *Pingus sinensis* Hsü, 1933, parásito de peces de la especie *Ophiocephalus argus*, la cual presenta unas anchas alas caudales en los machos, que no es característico de la familia Haplonematidae. Este último carácter junto con la presencia de una ventosa preanal en los machos, rasgo importante de los quimperiidos, justifica el cambio de familia. Además, la estructura morfológica del género *Pingus* es cercana al género *Paragendria*, diferenciando, únicamente, en la presencia del *gubernaculum*.

La biología de los quimperiidos ha sido poco estudiada y sólo tres trabajos preliminares sobre ésta han sido realizados hasta la actualidad. Bain & Philippon (1969) encontró formas larvianas pertenecientes a esta familia en 2 de 1000 *Simulium damnosum* del Alto Volta. Parece ser que estos insectos actúan como hospedadores paraténicos. Moravec & Ergens (1970) localizaron estados larvianos de *Haplonema problematica* encapsulados en el hígado de peces de Mongolia. Finalmente, Moravec (1974) realizó algunas observaciones sobre el desarrollo de *Paraquimperia tenerrima* en *Anguilla anguilla*.

En el número 6 de las C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, Chabaud (1978) incluye dentro de la familia Quimperiidae dos subfamilias: Quimperiinae Gendre, 1928 y Omeiinae, Sobolev, 1949. Estas dos subfamilias se diferencian en que los miembros de los Quimperiinae carecen de un ciego intestinal, por otra parte, bien desarrollado en los Omeiinae.

La subfamilia Quimperiinae agrupa actualmente diez géneros: *Haplonema* Ward & Magath, 1917, *Paraquimperia* Baylis, 1934, *Quimperia* Gendre, 1928, *Paragendria* Baylis, 1939, *Ezonema* Boyce, 1971, *Pingus* Hsü, 1933, *Gendria* Baylis, 1930, *Chabaudus* Inglis & Ogden, 1965, *Buckleyinema* Ali & Singh, 1954 y *Subulascaris* Freitas & Dobbin, 1957.

Esta situación se ha producido después de que algunos autores reconsideraran la situación de algunos géneros que se encuadraban en esta familia o en familias afines. Así Arthur & Margolis (1975) muestran recientemente que *Cottocomephoronema* y *Ichthyobronema* son sinónimos de *Haplonema* o Chabaud (1978) relega a sinónimos de *Paragendria* a los géneros *Metaquimperia* y *Neometaquimperia*.

Género *Paraquimperia* Baylis, 1934

Diagnosis

Quimperiidae. Cuerpo pequeño, filiforme y con el extremo posterior curvado dorsalmente. Las alas laterales se extienden por gran parte del cuerpo. Boca en una depresión poco profunda rodeada por tres labios inconspicuos y con un diente dorsal y dos ventrales en su base. Sin cápsula bucal. Esófago cilíndrico con una porción anterior estrecha y una porción posterior más ancha y corta. La primera región esofágica viene precedida por una faringe corta y musculosa. Los machos presentan una musculatura preanal en bandas oblicuas bien desarrollada. No presentan alas caudales. Muestran cuatro pares de papilas preanales, siete posanales y una papila impar preanal medial. No aparece ventosa preanal. Espículas iguales, en forma de hoz. *Gubernaculum* presente. La hembra posee dos ramas uterinas anfidelfas y la vulva se encuentra situada en el tercio posterior del cuerpo. Los huevos con cubierta fina y no segmentados *in utero*. Parásitos exclusivamente de peces.

Aspectos taxonómicos

Linstow (1878) describe un nematodo parásito del intestino de *Anguilla anguilla*, y lo incluyó en el género *Nematoxys* Schneider, 1866, nombrándolo *N. tenerrimus*. Posteriormente el género *Nematoxys* fue sinonimizado en varios géneros en los cuales se introdujeron las especies pertenecientes al género *Nematoxys*. Sin embargo la especie *N. tenerrimus* no fue encuadrada en ninguno de estos nuevos géneros. Esto explicarla en parte, el por qué esta especie no se encontraba incluida en la clasificación de nematodos parásitos de Skrjabin (1949-1954).

En 1934, Baylis redescubre estos nematodos a partir del material obtenido en anguilas de Gran Bretaña, estableciendo para ellos un nuevo género *Paraquimperia* y renombrando la especie como *P. tenerrima* (Linstow, 1878) Baylis, 1934. Según este autor, este género se relaciona principalmente con los género *Quimperia* y *Gendria*, distinguiéndose de ellos, principalmente, en la ausencia de una ventosa preanal en los machos.

La diagnosis genérica que indicó Baylis fue:

"Quimperiidae. Boca con una depresión poco profunda rodeada por tres labios confusos, con un diente dorsal y dos ventrales en su base. Esófago con una porción anterior larga y estrecha y una porción posterior corta y ancha, ambas cilíndricas. El esófago es precedido por una corta faringe. Alas laterales anchas y de situación cervical. Una pieza accesoria presente en los machos. Ventosa preanal ausente."

Baylis, además menciona, que en 1927 él determinó para el Dr. Hornyold estos mismo nematodos, procedentes de anguilas de la albufera valenciana, como *Nematoxys tenerrimus*. Hornyold (1927) incluye este nematodo en un listado de parásitos de la anguila de la albufera valenciana, siendo ésta la primera cita en España.

Desde 1934 hasta la década de los sesenta no aparece en la literatura científica ninguna referencia de la presencia de nematodos pertenecientes a la especie *P. tenerrima*, a excepción de un estudio de Rawson, en 1952, que reseña *P. tenerrima* en *Anguilla anguilla* en Gran Bretaña.

Desde 1960 el número de trabajos en la que se cita la especie *P. tenerrima* en *A. anguilla* son numerosos, prueba de ello son: en Chekoslovaquia (Moravec, 1966a, b), Portugal (Saraiva & Chubb, 1989), Dinamarca (Koie, 1988a), Gran Bretaña (Chubb, 1962, 1963, 1964b, 1970; Powell, 1966; Williams & Bolton, 1985; Conneely & McCarthy, 1986; Nie & Kennedy, 1991) y España (Ortega, 1991).

En 1934, el mismo año en el que Baylis publica su trabajo con la especie *P. tenerrima*, Mueller describe en su estudio sobre parásitos de peces del lago Oneida en EE. UU. un nematodo de la anguila americana, *Anguilla rostrata*, con una morfología similar a los representantes del género *Paraquimperia*. Sin embargo, este autor considera el género *Paraquimperia* como un sinónimo de *Haplonema* Ward & Magath, 1916, y nombra la nueva especie como *H. aditum*.

Posteriormente, Moravec (1966a) estudiando la correspondiente literatura y los cotipos de *H. aditum* que se encontraban en la Universidad de Syracuse en Nueva York, llegó a la conclusión que el verme descrito por Mueller pertenecía al género *Paraquimperia*, y que este género no podía ser considerado un sinónimo del género *Haplonema* porque existen diferencias esenciales entre ellos. En consecuencia, *H. aditum* fue designado *P. aditum* por este autor.

En 1941, Karve describe una nueva especie del género *Paraquimperia* en el intestino de la anguila india, *Anguilla bengalensis*. Lo designa *P. anguillae*, el cual, según la descripción de Karve, difiere de *P. tenerrima* en la distribución de las papilas anales y en el tamaño de las espículas.

Brunson (1956) en un estudio sobre nematodos parásitos de peces de Nueva Zelanda, describe una nueva especie parasita de anguilas dentro del género *Paraquimperia*, denominándola *P. novaezelandiae*.

En las anguilas *Anguilla dieffenbachii* y *A. australis*, Rid (1973) denuncia la presencia de *P. novaezelandiae* en los ríos Waimakariri y Okuku y en el lago Ellesmere (Nueva Zelanda). Posteriormente, Hine (1980b), en estos mismo hospedadores de Nueva Zelanda, reseña *Paraquimperia* sp.

2.5.3.- Orden SPIRURIDA Chitwood, 1933

Diagnosis

Nematodos. Secernentea. Presentan un extremo anterior simétrico bilateralmente. Sin papilas labiales laterales externas. Generalmente con numerosas papilas caudales, casi siempre, en posición ventral o ventro-lateral. Carecen frecuentemente de ventosa preanal. Esófago dividido en una porción anterior muscular, más reducida, que la porción posterior glandular, esta división en ocasiones es inapreciable. Sistema excretor con canales laterales y un canal terminal alineado con la cutícula. Presencia de fasmidios. Huevos sin tapones polares, raramente operculados. El estadio infectivo para el hospedador final es el inicio de la larva de tercer estadio. Parásitos, generalmente, del aparato digestivo anterior (esófago, estómago y raramente del duodeno) de vertebrados. Los estadios larvarios preinfectivos para el hospedador final se desarrollan totalmente en el interior del hospedador intermediario.

La mayoría de las hembras de Spirurida producen huevos con una larva de primer estadio completamente desarrollada, larva considerablemente especializada en los Filarioidea, que sólo se desarrolla al tercer e infectivo estadio en los tejidos del hospedador intermediario artrópodo (Linstow, 1909). Los miembros de Gnathostomatoidea son una excepción y los huevos depositados sin embrionar se desarrollan hasta el segundo estadio larvario y eclosionan en el agua. En la transmisión acuática y terrestre, los crustáceos y las larvas de insectos actúan como hospedadores intermediarios.

Aspectos taxonómicos

Probablemente en el intento más completo de clasificación fue el debido a Chitwood (1933), y teniendo presente las modificaciones posteriores realizadas por Chiwood & Wehr (1934), Chiwood (1958) y Chiwood & Chiwood (1974). El orden Spirurida queda encuadrado dentro de la clase Secernentea y subdividido en dos subórdenes, el suborden Camallanina y el suborden Spirurina, establecidos en base a la presencia o ausencia de ganchos cefálicos y a la naturaleza del esófago, con glándulas uni o multinucleadas, de la larva. Esta sistemática es la que posteriormente aparece en las claves C.I.H. de la Commonwealth Agricultural Bureaux (Chabaud, 1974) y en la clasificación de Anderson (1992).

Yamaguti (1961) emplea el orden Spiruridea Diesing, 1861 sin considerar ningún suborden e incluye en él a las siguientes familias: Acuariidae Seurat, 1913; Ancyracanthidae, Railliet, 1916; Camallanidae Railliet & Henry, 1915; Cucullanidae Cobbold, 1864; Gnathostomatidae Lane, 1923; Haplonematidae Sudarikov & Ryzhikov, 1952; Hedruridae Railliet, 1916; Physalopteridae Leiper, 1908; Rhabdochonidae Skrjabin, 1946; Rictulariidae Railliet, 1916; Salobrellidae Freitas, 1941; Seuratidae Railliet, 1916; Skrjabimuridae Gniedina, 1933; Spiruridae Oerley, 1885; Tropisuridae Yamaguti, 1961 (=Tetrameridae Travassos, 1914) y Thelaziidae Railliet, 1916.

Levine (1980) considera el orden Camallanorida independiente del Spirurida y dentro de este establece cinco superfamilias: Spiruricae, Acuariicae, Thelaziicae, Physaloptericae y Filariicae.

Mehlhorn (1988) dentro del orden Spirurida considera 3 superfamilias Spiruroidea, Physalopteridae y Filarioidea y un orden aparte, Camallanida, con las superfamilias Dracunculoidea y Camallanoidea.

Williams & Jones, en 1994, no reconocen dentro del orden Spirurida los dos subórdenes Camallanina y Spirurina, estableciendo a continuación las superfamilias que agrupaban los dos subórdenes.

2.5.3.1.- Superfamilia HABRONEMATOIDEADiagnosis

Spirurina. Se caracterizan por presentar en el extremo anterior pseudolabios que no

cubren por entero la superficie cefálica, con labios medianos, todavía, visibles. Cuatro papilas labiales. Cavidad bucal raramente elongada o cilíndrica. Ornamentación cuticular cefálica presente o ausente.

Aspectos taxonómicos

Chabaud (1975) establece la superfamilia Habronematoidea en casi correspondencia a la familia Hedruridae del Tratado de Zoología de Grassé. La única diferencia entre los dos grupos sistemáticos se encuentra en que este autor incluye la familia Tetrameridae en esta superfamilia.

En cuanto a la nominación de la superfamilia, el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica establece que Hedruridae Railliet, 1916 debe ser elegido al ser el taxón supragenérico más antiguo. Aunque, por este mismo motivo, técnicamente la superfamilia debería llamarse Tetrameroidea, ya que Tetrameridae fue propuesto antes, en 1915. En este caso especial se utilizaron los nombres Habronematoidea y Habronematidae, aunque no se siga el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, ya que los dos grupos anteriores están pobremente representados en el conjunto de la superfamilia (Chabaud, 1975).

La superfamilia se encuentra dividida en cuatro familias denominadas Hedruridae, Habronematidae, Tetrameridae y Cystidicolidae.

2.5.3.1.1.- Familia CYSTIDICOLIDAE Skrjabin, 1946

Diagnosis

Habronematoidea. Cutícula con o sin ornamentación. Boca con o sin labios bien definidos, aunque la mayoría de las especies presentan labios muy reducidos. Cápsula bucal cilíndrica o en embudo, provista o no de dientes. Esófago dividido en dos porciones: una anterior muscular y una posterior glandular. Macho: puede mostrar el extremo posterior enrollado ventralmente. Alas caudales estrechas, algunas veces con anillos denticulados en la región precloacal. Papilas caudales sésiles, usualmente no muy numerosas. Hembra con la vulva en la mitad anterior o posterior del cuerpo. Ovíparos. Parásitos intestinales de peces y anfibios.

Aspectos taxonómicos

En el primer volumen de "Opredelitel paraziticheskikh nematod" editado por Skrjabin (1949), la familia Rhabdochonidae Skrjabin, 1946 queda dividida en tres subfamilias: Rhabdochoninae Travassos, Artigas & Pereira, 1928, Cystidicolinae Skrjabin, 1946 y Spinitectinae Skrjabin, 1946.

Choquette (1951) considera a la subfamilia Cystidicolinae un sinónimo de la subfamilia Rhabdochoninae en base a la presencia en ambas subfamilias de filamentos en los polos de los huevos. Posteriormente, Saidov (1953), en una revisión de la familia Rhabdochonidae y de la subfamilia Acuariidae Seurat, 1913, indica que la presencia de filamentos en los polos de los huevos no es un carácter discriminatorio entre subfamilias, con lo que no considera válidas las razones para mantener los Cystidicolinae y Rhabdochoninae como grupos unidos y propone una única subfamilia, Rabdochoninae.

En 1955, Janiszewska añade a la familia Rabdochonidae dos subfamilia más, Cyclozoninae Sobolev, 1946 y Rhabdochonoidinae Janiszewska, 1955.

Yamaguti (1961) no considera dentro de la familia Rhabdochonidae la subfamilia Cystidicolinae y sí la subfamilia Spinitectinae. Además establece la subfamilia Ascarophidinae Yamaguti, 1961 para los géneros *Ascarophis* Beneden, 1870, *Parascarophis* Campana-Rouget, 1955 y *Metabronema* Yorke & Meplestone, 1926 y los incluye dentro de la familia Spiruridae Oerly, 1885.

Skrjabin *et al.* (1971b) mantiene dentro de la familia Rhabdochonidae a la subfamilia Cystidicolinae y, de acuerdo con Trofimenko (1962), promociona al taxón de familia a la subfamilia Spinitectinae.

En 1975, Chabaud trata a la subfamilia Cystidicolinae como familia y la incorpora a la superfamilia Habronematoidea, desligándola de la familia Rhabdochonidae y de la superfamilia Thelazoidea. Chabaud se basa en los trabajos de Chitwood & Wehr (1934) y Campana-Rouget (1955) para justificar esta decisión.

La clasificación de la familia adoptada por Chabaud (1975) comienza con especies con pseudolabios bien desarrollados y ocho papilas cefálicas, *Cristitectus* spp., y termina en especies con sólo cuatro papilas cefálicas y pseudolabios muy reducidos o casi ausentes, *Spinitectoides* spp.

En esta familia, al igual que ocurre en otros espirúridos, existe una superficial analogía entre especies de Thelazoidea primitivas y estas especies, que realmente son formas altamente evolucionadas (Chabaud, 1959).

Durante un tiempo hubo bastante confusión en cuanto a la composición de la familia, pero los trabajos recientes de Campana-Rouget (1955), Dolfus & Campana-Rouget (1957), Trofimenko (1962), Rasheed (1965), Moravec (1967), Margolis (1968) y Ko & Anderson (1969) han clarificado la situación, estableciendo numerosos sinónimos, y han permitido una visión más precisa y completa de la familia.

Un número elevado de nuevos géneros han sido descritos recientemente: *Cristitectus* Petter, 1970, *Salvelinema* Trofimenko, 1962, *Ctenascarophis* Mamaev, 1968 y *Spinitectoides* Petter, 1969. Rasheed (1965) y Moravec (1967) sinonimizaron *Sterliadochona* Skrjabin, 1946 con *Cystidicoloides*.

Chabaud (1965) sugiere que el género *Pseudoproleptus* Khera, 1954 se incluya dentro de la familia Cystidicolidae y no en la familia Phisalopteridae. Posteriormente, esta idea fue confirmada por Le Van Hoa *et al.* en 1969.

Johnson & Khera (1966) y Chabaud (1975) establecen como sinónimos de *Pseudoproleptus* a los géneros *Notopteroides* Chakravarty *et al.*, 1962 y *Collarinema* Sey, 1970 respectivamente.

Por otra parte, Margolis & Kabata (1967) han estudiado cuidadosamente las estructuras bucales de *Salvelinema* Trofimenko, 1962 e indican que *Pseudometabronema* Bogdanova, 1963 es un sinónimo de este género.

Chabaud (1975) incorpora a la familia al género *Cyclozone* Dogiel, 1932 en base a la estructura bucal, en controversia con Skryabina (1969) que lo situó en los Phisalopteroidea.

Por último señalar que en 1971, Kalyankar describe el género *Neospinitectus*, el cual se caracteriza por una peculiar ornamentación cervical. Debido a que es insuficiente su descripción, Chabaud (1975) no lo incluyó dentro de la familia.

El número 3 de las C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, Chabaud (1975) incluye dentro de la familia Cystidicolidae doce géneros: *Cristitectus*, *Metabronema*, *Salvelinema*, *Cystidicoloides*, *Spinitectus*, *Ctenascarophis*, *Cyclozone*, *Pseudoproleptus*, *Asca-*

rophis, *Parascarophis*, *Cystidicola* y *Spinitectoides*.

Género *Spinitectus* Fourment, 1883

Diagnosis

Cysticolidae. Tamaño mediano, donde los machos son mucho más pequeños que las hembras. Apertura oral careciendo de labios visibles. Cutícula con anillos de espinas dirigidas hacia la parte posterior del cuerpo y que cubren toda la longitud del nematodo. Las espinas son variables, decreciendo en tamaño y número hacia el extremo posterior. Cápsula bucal cilíndrica o en forma de embudo. Esófago dividido en dos partes, una región muscular y una glandular. Los machos presentan la cola curvada y unas estrechas alas caudales. Espículas desiguales. Papilas preanales y posanales presentes. Hembras con el cuerpo recto. Vulva situada en el tercio posterior del verme. Huevos de morfología variable, pudiendo ser lisos, con filamentos o presentar tapones polares. Los miembros del género están ampliamente distribuidos como parásitos intestinales de peces y anfibios.

Sinonimia

Goezia Zeder, 1800; *Liorhynchus* Rudolphi, 1801; *Cochlus* Zeder, 1803

Aspectos taxonómicos

Fourment, en 1883, estableció el género para las especies de nematodos que presentasen un tamaño mediano, menor en los machos que en las hembras. Extremo cefálico en forma tronco-cónica, y extremo caudal con un estrechamiento a partir de la vulva en las hembras y del ano en los machos, siendo más afilado en el primer caso. Los miembros del género muestran unos característicos anillos cuticulares de espinas a lo largo del cuerpo.

El criterio usado para distinguir las especies del género *Spinitectus* varía enormemente dependiendo del autor consultado. En primer lugar, un pequeño número de especies han sido descritas como el resultado del estudio de un único ejemplar, incluso en algunos casos éste era incompleto o inmaduro sexualmente. Ocasionalmente variaciones en distintas partes del cuerpo han sido consideradas como normales dentro de una especie. Y aun más, los estudios morfométricos han sido realizados en muchas ocasiones sobre nematodos pobremente extendidos o contraídos.

Bajo estas condiciones, la tendencia en los estudios sistemáticos ha sido el de reducir el número de especies mediante sinonimias (Sood, 1968; Kalyankar, 1970b), aunque en algunos casos estas revisiones hayan sido criticadas (Sahay, 1970). En conclusión, podemos decir que el género *Spinitectus* necesita una revisión completa, ya que una de las más reciente (Kalyankar, 1974) solo cubre 31 especies.

En opinión de Cordero del Campillo y Álvarez-Pellitero (1976) los valores morfométricos son importantes después del estudio de un número suficiente de ejemplares o cuando las diferencias cualitativas son patentes. Además indican que, en el caso del género que nos ocupa, es necesario una adecuada descripción del queilostoma, el cual, ha sido insuficientemente descrito en numerosas especies. Junto a esto, es importante indicar la localización del parásito, así como el hospedador y la distribución geográfica.

En la Tabla II recogemos las diferentes especies parásitas de peces descritas en el género hasta el momento.

Dentro de esta revisión del género *Spinitectus*, mención especial debemos ofrecer a la especie *S. inermis* Zeder, 1800 ya que es un parásito específico del tracto digestivo de *Anguilla anguilla*. Esta especie ha sido originalmente descrita por Zeder (1800) como *Goezia inermis*, más tarde Rudolphi (1819) añadió algunos datos a la anterior descripción utilizando para ello los especímenes colectados por Hübner y que posteriormente éstos se verían reflejados en las ilustraciones del trabajo de Bremser (1824). Dujardin (1845), como en el caso de los dos precedentes autores, citaron esta especie bajo el nombre de *Liorhynchus denticulatus*. Estos no han sido los únicos nombres asignados a esta especie ya que Schneider (1866) trabajando con material del Museo de Berlín, dio una breve descripción, acompañada por dibujos, de la parte anterior y posterior del macho en la que lo citaba como *Filaria denticulata*. Este trabajo ha sido utilizado posteriormente por varios autores en otras tantas monografías (Linstow, 1909; Skrjabin, 1923; Bychovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964; Skrjabin *et al.*, 1971b). La descripción por estos autores ha sido bastante pobre en cuanto a detalles.

La descripción más completa de este nematodo se debe a Neveu-Lemaire (1927) realizada a partir de dos ejemplares obtenidos de la anguila europea al este de los Pirineos; estos especímenes fueron posteriormente revisados por Campana-Rouget (1961). Años más tarde, en 1977, Moravec redescubre este nematodo a partir de ejemplares obtenidos en el estómago de *Anguilla anguilla* procedentes de Brehyne Brook al norte de Bohemia, en Chekoslovaquia.

TABLA II
ESPECIES DEL GÉNERO *Spinitectus* EN PECES (I)

ESPECIE	AUTOR (ES)	HOSPEDADOR (ES)	DISTRIBUCIÓN
<i>S. acipenseri</i>	Choudhury & Dick, 1992	<i>Acipenser fulvescens</i>	Canada
	Choudhury & Dick, 1993	<i>Acipenser fulvescens</i>	Canada
<i>S. agonostomi</i>	Moravec & Barus, 1971	<i>Agonostomus monticola</i>	Cuba
<i>S. agrawali</i>	Gupta & Verma, 1970	<i>Notopterus notopterus</i>	India
<i>S. alii</i>	Kalyankar, 1970b	<i>Notopterus notopterus</i>	India
<i>S. allaeri</i>	Campana-Rouget, 1961	<i>Lates albertianus</i>	Centroáfrica
		<i>Lates niloticus</i>	Uganda
		<i>Mormyrus cashire</i>	Egipto
		<i>Alestes dentex</i>	
		<i>Bagrus bayad</i>	
		<i>Bagrus dormac</i>	
		<i>Eutropius niloticus</i>	
		<i>Melapterurus electricus</i>	
		<i>Clarias lacera</i>	
		<i>Xenoclaras eupogon</i>	
		<i>Synodontis schall</i>	
<i>S. armatus</i>	Ali, 1956	<i>Mystus tengara</i>	India
	Deshmukh & Shendge, 1976	<i>Notopterus capitat</i>	India
	Ali, Abul-Eis & Abdul-Ameer, 1988	<i>Carasobarbus luteus</i>	Iraq
<i>S. asperus</i>	Artigas & Pereira, 1928	<i>Prochilodis scrofa</i>	Brasil
<i>S. bancrofti</i>	Johnston & Mawson, 1940	<i>Mogurnda adspersa</i>	Australia
<i>S. batrachi</i>	Lal, 1966	<i>Clarias batrachus</i>	India
	Rautela & Malhotra, 1985	<i>Mastacembalus armatus</i>	India
<i>S. beaveri</i>	Overstreet, 1970	<i>Albula vulpes</i>	Estados Unidos
<i>S. bengalensis</i>	Chakravarty, Sain & Majumdar, 1961	<i>Notopterus notopterus</i>	India
<i>S. carolini</i>	Holl, 1928	<i>Eupomotis gibbosus</i>	Estados Unidos
		<i>Chaenobryttus gulosus</i>	

TABLA II
ESPECIES DEL GÉNERO *Spinitectus* EN PECES (II)

ESPECIE	AUTOR (ES)	HOSPEDADOR (ES)	DISTRIBUCIÓN
		<i>Ambloplites rupestris</i>	
		<i>Micropterus dolomieu</i>	
	Odlaug <i>et al.</i> , 1962	<i>Esox lucius</i>	Estados Unidos
		<i>Estizosteidon vitreum</i>	
	Becker <i>et al.</i> , 1966	<i>Micropterus punctulatus</i>	Estados Unidos
		<i>Micropterus salmoides</i>	
	MacGraw & Allison, 1967	<i>Lepomis cyanellus</i>	Estados Unidos
		<i>Lepomis macrochirus</i>	
	Voth & Larson, 1968	<i>Lepomis macrochirus</i>	Estados Unidos
	Spall, 1970	<i>Apeodinotus grunniens</i>	Estados Unidos
	Dechtiar, 1972	<i>Ameiurus nebulosus</i>	Estados Unidos
		<i>Ambloplites rupestris</i>	
	Hoffman, 1970	<i>Amia</i> spp.	Estados Unidos
	Jilek & Crites, 1982a	<i>Lepomis macrochirus</i>	Estados Unidos
<i>S. clariasi</i>	Xa-Ky, 1971	<i>Clarias fuscus</i>	Vietnam del Norte
<i>S. corti</i>	Moorthy, 1938	<i>Ophiocephalus gachua</i>	India
<i>S. cristatus</i>	Railliet & Henry, 1915	<i>Phycis tenuis</i>	Estados Unidos
		<i>Molva molva</i>	
	Williams, 1960	<i>Lophius piscatorius</i>	Gran Bretaña
<i>S. echeneis</i>	Parukhin, 1967	<i>Echeneis naucrates</i>	India
<i>S. fossili</i>	Lal, 1966	<i>Heteropneustes fossilis</i>	India
<i>S. gigi</i>	Fujita, 1928	<i>Pseudobagrus nudiceps</i>	Japón
		<i>Pseudobagrus fulvidraco</i>	
<i>S. gomalensis</i>	Siddiqi & Khattak, 1984	<i>Notopterus notopterus</i>	Pakistan
<i>S. gracilis</i>	Skrjabin <i>et al.</i> , 1971b	<i>Esox lucius</i>	América
		<i>Esox niger</i>	
		<i>Esox vermiculatus</i>	
		<i>Lota maculosa</i>	
		<i>Pomoxis sparoides</i>	
		<i>Salmo trutta</i> var. <i>fario</i>	

TABLA II
ESPECIES DEL GÉNERO *Spinitectus* EN PECES (III)

ESPECIE	AUTOR (ES)	HOSPEDADOR (ES)	DISTRIBUCIÓN
		<i>Ameiurus nebulosus</i>	
		<i>Ameiurus melas</i>	
		<i>Leucichthys artedi tullibae</i>	
		<i>Ambloplites rupestris</i>	
		<i>Eupomotis gibbosus</i>	
		<i>Aplodinotus grunniens</i>	
		<i>Coregonus clupeiformis</i>	
		<i>Eucalia inconstans</i>	
		<i>Ictalurus punctatus</i>	
		<i>Lepomis cyanellus</i>	
		<i>Noturus flavus</i>	
		<i>Stizostedion vitreum</i>	
	Becker <i>et al.</i> , 1966	<i>Micropterus punctulatus</i>	Estados Unidos
	Hoffman, 1970	<i>Cyprinus</i> sp.	Estados Unidos
	Dechtiar, 1972	<i>Coregonus artedi</i>	Estados Unidos
		<i>Pomoxis nigromaculatus</i>	
		<i>Percopsis omiscomayeus</i>	
		<i>Moxostoma anisurum</i>	
		<i>Lota lota</i>	
	Cannon, 1973	<i>Perca flavescens</i>	Estados Unidos
	Jilek & Crites, 1982b	<i>Lepomis cyanellus</i>	Estados Unidos
		<i>Ambloplites rupestris</i>	
	Muzzall, 1986	<i>Salvelinus fontinalis</i>	Estados Unidos
<i>S. guntheri</i>	Baylis, 1929	No determinado	Sudoeste de África
<i>S. indicus</i>	Verma & Agrawal, 1932	<i>Pseudotropius garua</i>	India
	Khan & Yaseen, 1969	<i>Wallago attu</i>	India
<i>S. jairajpuri</i>	Gupta & Masoodi, 1982	<i>Rita rita</i>	India
		<i>Channa marulius</i>	
<i>S. jamundensis</i>	Petter & Morand, 1988	<i>Leporinus striatus</i>	Paraguay

TABLA II

ESPECIES DEL GÉNERO *Spinitectus* EN PECES (IV)

ESPECIE	AUTOR (ES)	HOSPEDADOR (ES)	DISTRIBUCIÓN
<i>S. komiyai</i>	Sahay & Prasad, 1965 Gupta & Masoodi, 1990	<i>Eutropichthys vacha</i> <i>Mystus seenghala</i>	India India
<i>S. longipapillatus</i>	Ali, 1956	<i>Rita hastata</i>	India
<i>S. major</i>	Khera, 1954 Deshmukh & Shendge, 1976	<i>Mastacembelus armatus</i> <i>Notopterus capitat</i> <i>Macrones seenghala</i>	India India
<i>S. malayensis</i>	Petter, 1979	<i>Glyptothorax major</i>	Malasia
<i>S. mastacembeli</i>	Karve & Naik, 1951	<i>Mastacembelus armatus</i> <i>Notopterus notopterus</i>	India India
	Sood, 1968	<i>Bagarius bagarius</i>	India
<i>S. micracanthus</i>	Christian, 1972 Keppner, 1975 Williams, 1983	<i>Lepomis macrochirus</i> <i>Lepomis macrochirus</i> <i>Lepomis cyanellus</i> <i>Lepomis microlophus</i> <i>Micropterus punctulatus</i>	Estados Unidos Estados Unidos Estados Unidos
<i>S. minor</i>	Baylis, 1929 De, 1988	<i>Wallago attu</i> <i>Mastacembelus armatus</i>	India India
<i>S. mogurndae</i>	Yamaguti, 1935	<i>Mogurnda obscura</i>	India Japón
<i>S. mollis</i>	Mamaev, 1968	<i>Euthynnus affinis</i>	China
<i>S. mormyri</i>	Campana-Rouget, 1961	<i>Mormyrus cashire</i>	Centroáfrica
<i>S. muelleri</i>	Gupta & Verma, 1979	<i>Notopterus notopterus</i>	India
<i>S. multipapillata</i>	Petter, 1987	<i>Pimelodella hasemanni</i>	Ecuador
<i>S. neilli</i>	Karve & Naik, 1951	<i>Barbus neilli</i>	India
<i>S. notopteri</i>	Karve & Naik, 1951	<i>Notopterus notopterus</i>	India
<i>S. ophiocephali</i>	Xa-Ky, 1971	<i>Ophiocephalus maculatus</i>	Vietnam del Norte
<i>S. oviflagellis</i>	Fourment, 1884	<i>Merlangus vulgaris</i>	Gran Bretaña
<i>S. pachyuri</i>	Petter, 1984	<i>Pachyurus bonariensis</i>	Paraguay

TABLA II
ESPECIES DEL GÉNERO *Spinitectus* EN PECES (y V)

ESPECIE	AUTOR (ES)	HOSPEDADOR (ES)	DISTRIBUCIÓN
<i>S. pacificus</i>	Sobolev & Belogurov, 1969	<i>Calolabis saira</i>	Océano Pacífico
<i>S. palawanensis</i>	Schmidt & Kuntz, 1969	<i>Euthynnus yaito</i>	Filipinas
<i>S. pandei</i>	Rai, 1969	<i>Eutropichthys vacha</i>	India
		<i>Pseudeutropius garua</i>	
<i>S. pandharinathi</i>	Kalyankar, 1973	<i>Ophiocephalus striatus</i>	India
<i>S. parasiluri</i>	Wang, Zhao & Chen, 1978	<i>Parasilurus asotus</i>	China
<i>S. percalates</i>	Johnston & Mawson, 1940	<i>Percalates colonorum</i>	Australia
<i>S. petrowi</i>	Bielous, 1965	<i>Pseudobagrus fulvidraco</i>	Rusia
<i>S. petterae</i>	Boomker, 1993	<i>Clarias gariepinus</i>	Sudáfrica
<i>S. plectroplites</i>	Johnston & Mawson, 1940	<i>Plectroplites ambiguus</i>	Australia
<i>S. polli</i>	Campana-Rouget, 1961	<i>Synodontis schall</i>	Centroáfrica
<i>S. pseudeutropii</i>	Agrawal, 1965	<i>Pseudeutropius garua</i>	India
<i>S. rodolphieringi</i>	Vaz & Pereira, 1934	<i>Pimelodella lateristriga</i>	Brasil
		<i>Salminus hilarii</i>	
<i>S. singhi</i>	Ali, 1956	<i>Mastacembelus armatus</i>	India
<i>S. sternopygi</i>	Petter, 1984	<i>Sternopygus macrurus</i>	Paraguay
		<i>Triportheus paranensis</i>	
		<i>Pimelodus maculatus</i>	
<i>S. tamari</i>	Naidenova, 1966	<i>Gobius batrachocephalus</i>	Ucrania
		<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	
<i>S. taphari</i>	Ali, 1956	<i>Notopterus notopterus</i>	India
<i>S. thurstonae</i>	Ogden, 1967	<i>Morbyrus kannumae</i>	Uganda
<i>S. yorkei</i>	Travassos, Artigas & Pereira, 1928	<i>Pimelodella lateristriga</i>	Brasil
<i>S. zambazensis</i>	Boomker, 1993	<i>Synodontis zambazensis</i>	Sudáfrica

Esta especie de nematodo aparece en numerosas referencias como parásito de la anguila europea en distintos países. En Polonia (Markowski, 1933), en Gran Bretaña (Chubb, 1961, 1962, 1963, 1964b, 1970; Rasheed, 1965; Kennedy, 1974), en Alemania (Schäperclaus, 1954), en Chekoslovaquia (Moravec, 1977, 1978, 1985), en Rusia (Bychovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964), en Francia (Neveu-Lemaire, 1927; Altunel, 1974) y en Yugoslavia (Kazic *et al.*, 1982).

2.6.- REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE LOS ACANTOCÉFALOS

El encuadre taxonómico de los acantocéfalos encontrados, siguiendo a Amin (1985, 1987), es el siguiente:

Phylum ACANTHOCEPHALA Rudolphi, 1808

Clase PALAEACANTHOCEPHALA Meyer, 1931

Orden ECHINORHYNCHIDA Southwell & MacFie, 1925

Familia ECHINORHYNCHIDAE Cobbold, 1876

Género *Acanthocephalus* Keolreuther, 1771

2.6.1.- Orden ECHINORHYNCHIDA Southell & MacFie, 1925

Diagnosis

Metasoma usualmente pequeño y nunca pseudosegmentado. Tronco con o sin espinas. Probóscide invaginable, provista de hileras longitudinales, regularmente alternadas, de ganchos pequeños y numerosos. Los músculos retractores de la probóscide atraviesan la terminación posterior del receptáculo. Papilas sensoriales ausentes o presentes. Receptáculo de la probóscide con doble pared, insertándose en la base de la probóscide. Núcleos hipodérmicos usualmente pequeños y numerosos. Los vasos principales del sistema lacunar de disposición lateral. Órgano protonefridial ausente. Glándulas del cemento divididas en dos o más lóbulos compactos o tubulares. Huevos con una prolongación polar en la mitad de la pared. Acántor con ganchos en cada extremo únicamente. Parásitos de peces y anfibios.

Aspectos taxonómicos

La primera descripción reconocible de un acantocéfalo en la literatura es la de Redi, en 1684, que reportó gusanos con ganchos y probóscide retráctil en el intestino de las anguilas. Desde la época de Linnaeus hasta el final del siglo XIX, todas las especies fueron colocadas en el género colectivo *Echinorhynchus* Zoega & Mueller, 1776, aunque Koelreuther tiene el crédito de nombrar al género *Acanthocephalus*, en 1771. Hamann dividió a *Echinorhynchus*, que por entonces se había hecho muy grande y difícil de manejar, en *Gigantorhynchus*, *Neorhynchus* y *Echinorhynchus*, con lo que empezó la clasificación moderna del phylum Acanthocephala (Hamann, 1892).

Rudolphi asignó, en 1808, el nombre de Acanthocephala para este grupo de parásitos, término que ha resultado definitivo para el tronco.

Algunas curiosidades sobre la taxonomía de este grupo son, por ejemplo, la debida a Leuckart (1848), que especuló con la similitud entre los cestodos y los acantocéfalos considerándolos como dos órdenes dentro de una misma clase, Anenteraeti.

Meyer (1932, 1933) situó este grupo, junto con Rotifera, Gastrotricha, Kinorhyncha, Priapulioidea, Nematomorpha y Nematoda, dentro de los Aschelminthes. Fue debido, también, a este autor, la creación de los órdenes dentro de los Acanthocephala: Palaeacanthocephala y Archiacanthocephala.

Van Cleave (1936) añadió, a la sistemática del phylum, el orden Eoacanthocephala. Y posteriormente (1941, 1948), situó a los acantocéfalos en un phylum independiente.

Lopez-Neyra (1947), acepta la clasificación de Meyer (1932), modificada por Van Cleave (1936-1940). Asimismo, da una clave diferencial de familias y subdivide Polymorphidae Meyer, 1931 en tres subfamilias: Polymorphinae, Centrorhynchinae y Plagiorhynchinae.

Van Cleave (1948), elevó los Eoacanthocephala al rango de clase y propuso la clase de los Metacanthocephala, que englobaría los otros dos órdenes. Posteriormente, Golvan, en 1959, suprime la clase Metacanthocephala y eleva los dos órdenes que la constituyen a la categoría de clase. De esta manera, entonces existen tres clases distintas dentro del phylum Acanthocephala: Eoacanthocephala, Palaeacanthocephala y Archiacanthocephala.

Gran número de autores no están de acuerdo con la elevación a nivel de clase de estos tres grupos, que siguen citando como órdenes. Un ejemplo es Yamaguti (1963b), que divide los Acanthocephala en cuatro órdenes. Neochinorhynchidea, Echinorhynchidea, Gigantorhynchidea y el nuevo orden erigido por el autor, Apororhynchidea.

En esta memoria, vamos a seguir la clasificación más actual propuesta por Amin (1985, 1987), la cual enmarca dentro del phylum Acanthocephala 4 clases, 9 órdenes, 22 familias, 129 géneros y más de 1.000 especies.

2.6.1.1.- Familia ECHINORHYNCHIDAE Cobbold, 1876

Diagnosis

Echinorhynchida. Tronco no espinoso, solo excepcionalmente con algunas espinas. Núcleos hipodérmicos pequeños y numerosos; sistema lacular con los principales vasos dispuestos lateralmente. Probóscide más o menos cilíndrica, de longitud moderada y usualmente con numerosos ganchos, o esférica y con un reducido número de ganchos. Receptáculo de la probóscide insertado en la base de la probóscide, con pared doble y con el ganglio cerebroideo situado cerca de la mitad o en la porción posterior del receptáculo. Dos lemniscos, más o menos cortos, y de aspecto claviforme. Testículos ovales o elípticos, nunca cilíndricos. De 4 a 8 glándulas del cemento piriformes o raramente tubulares. Reservorio del cemento y vesícula seminal normalmente presentes. Huevos de forma ovalada o fusiforme. Parásitos de peces marinos y de agua dulce, y ocasionalmente de anfibios.

Aspectos taxonómicos

Amin (1987) incluye dentro de la familia a dos subfamilias: Yamagutisentinae y Echinorhynchinae. El autor realiza esta división para incluir en la primera subfamilia al género *Yamagutisensis*, que presenta espinas cuticulares, y en la segunda subfamilia el resto de los géneros, que se caracterizan por una cutícula lisa.

Khatoon & Bilqees (1991), en una revisión de la clasificación de los Acanthocephala, y basándose, sobretodo, en los trabajos de Golvan y Amin, anteriormente reseñados, incluye seis géneros dentro de la familia: *Acanthocephalus* Keolreuther, 1771, *Echinorhynchus* Zoega & Muller, 1776, *Pilum* Williams, 1976, *Pseudoacanthocephalus* Petrochenko, 1956, *Solearhynchus* Buron & Maillard, 1985 y *Yamgutisensis* Golvan, 1969.

Género *Acanthocephalus* Keolreuther, 1771

Diagnosis

Echinorhynchidae. Cuerpo de tamaño medio o pequeño, subcilíndrico y sin espinas cuticulares. Probóscide entre cilíndrica y oval, con o sin proceso anterior en los ganchos anteriores y medios de la trompa. Cerebro yaciendo en la mitad o en el extremo final del receptáculo de la probóscide. Lemniscos longitudinales o saculares. Testículos ovales. Normalmente 6 glándulas del cemento piriformes o raramente tubulares. Reservorio del cemento y vesícula seminal presentes. Huevos de forma fusiforme, con la cubierta media con prolongaciones polares. Parásitos de peces marinos y de agua dulce.

Especies del género *Acanthocephalus* en peces

Desde que en 1771, Hamann estableciera el género *Acanthocephalus*, son numerosas las referencias en la literatura científica sobre especies parásitas de peces pertenecientes a este género. En la presente revisión vamos a limitarnos a las especies parásitas de *Anguilla anguilla* y ampliaremos, por su interés, a otros géneros la búsqueda bibliográfica, siempre dentro de los mismos hospedadores.

Los acantocéfalos son unos parásitos intestinales frecuentes en *Anguilla anguilla*. Cuatro especies perteneciente al género *Acanthocephalus* han sido citadas en la anguila europea: *A. anguillae*, *A. lucii*, *A. clavula* y *A. haranti*.

La distribución en Europa de estas cuatro especies es muy amplia. Las tres primeras especies son bastante frecuentes y siempre, alguna o todas, aparecen reseñadas en los trabajos realizados sobre la parasitofauna de la anguila. En Dinamarca (Koie, 1988a, b), Rusia (Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964), Francia (Altunel, 1974), Portugal (Carvalho-Varela *et al.*, 1984a, b; Saraiva & Chubb, 1989), Gran Bretaña (Baylis, 1928; Rawson, 1952; Chubb, 1963, 1964a, b; Canning *et al.*, 1973; Kennedy & Lord, 1982; Kennedy, 1984; Williams & Bolton, 1985; Conneely & McCarthy, 1984, 1986), Alemania (Seyda, 1983), Yugoslavia (Kazic *et al.*, 1982), Polonia (Sulgostowska, 1993), Hungría (Moravec, 1985) e Irlanda (Kane, 1966).

A. haranti ha sido únicamente reseñada por Golvan & Buron (1988) en una revisión de los hospedadores definitivos de los acantocéfalos.

En cuanto a otras especies de acantocéfalos recogidos en la bibliografía como parásitos de la anguila europea se encuentran *Echinorhynchus salmonis* (Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964; Kazic *et al.*, 1982), *Echinorhynchus truttae* (Baylis, 1928, 1939; Rawson, 1952; Kane, 1966; Markowski, 1966; Kazic *et al.*, 1982), *Pomphorhynchus laevis* (Baylis, 1928, 1939; Manter, 1955; Engelbrecht, 1958; Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964; Kane, 1966; Seyda, 1973; Conneely & McCarthy, 1984, 1986; Koie, 1988b), *Neoechinorhynchus rutili* (Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964), *Paratenuisentis ambiguus* (Taraschewski *et al.*, 1987) y *Telosentis molini* (Golvan & Buron, 1988).

Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.* (1964) cita, además, *Corynosoma somerme*. Este acantocéfalo parasita la anguila en estado larvario, cistacanto, y sólo aparece en ejemplares de distribución marina.

En España, en los estudios realizados sobre la parasitofauna de la anguila, han sido citados dos acantocéfalos: *Acanthocephalus clavula* como *Echinorhynchus clavula* y *Echinorhynchus truttae* (Hornyold, 1929).

MATERIAL Y MÉTODOS

3.- MATERIAL Y MÉTODOS

3.1.- EJEMPLARES ESTUDIADOS

3.1.1.- Programa de recogida

Hemos pretendido que nuestro estudio de la parasitofauna de la anguila, fuera lo más representativo dentro de la cuenca del río Esva y a lo largo del año. No obstante, las dificultades de desplazamiento y recogida de peces nos obligaron a circunscribirnos a ciertos tramos y únicamente en determinados meses.

Se han estudiado un total de 390 anguilas capturadas, durante los años 1991 y 1992, en 6 tramos de la cuenca del río Esva (Mapa III). La situación y longitud de los tramos en la cuenca, ordenados de norte a sur, vienen apuntados en el Mapa IV, obtenido a partir de los mapas de la serie L con numeración 11-3 y 11-4 del Servicio Geográfico Cartográfico del Ejército de escala 1:50.000.

Los muestreos realizados en cada tramo, donde se señala los meses de recogida, número total de anguilas pescadas, altitud, pendiente y zona fluvial, se describen en la Tabla III.

Además cuando se pudo en cada muestreo, se midieron los siguientes parámetros físico-químicos del agua:

- Temperatura
- pH
- Oxígeno disuelto
- Salinidad

TABLA III

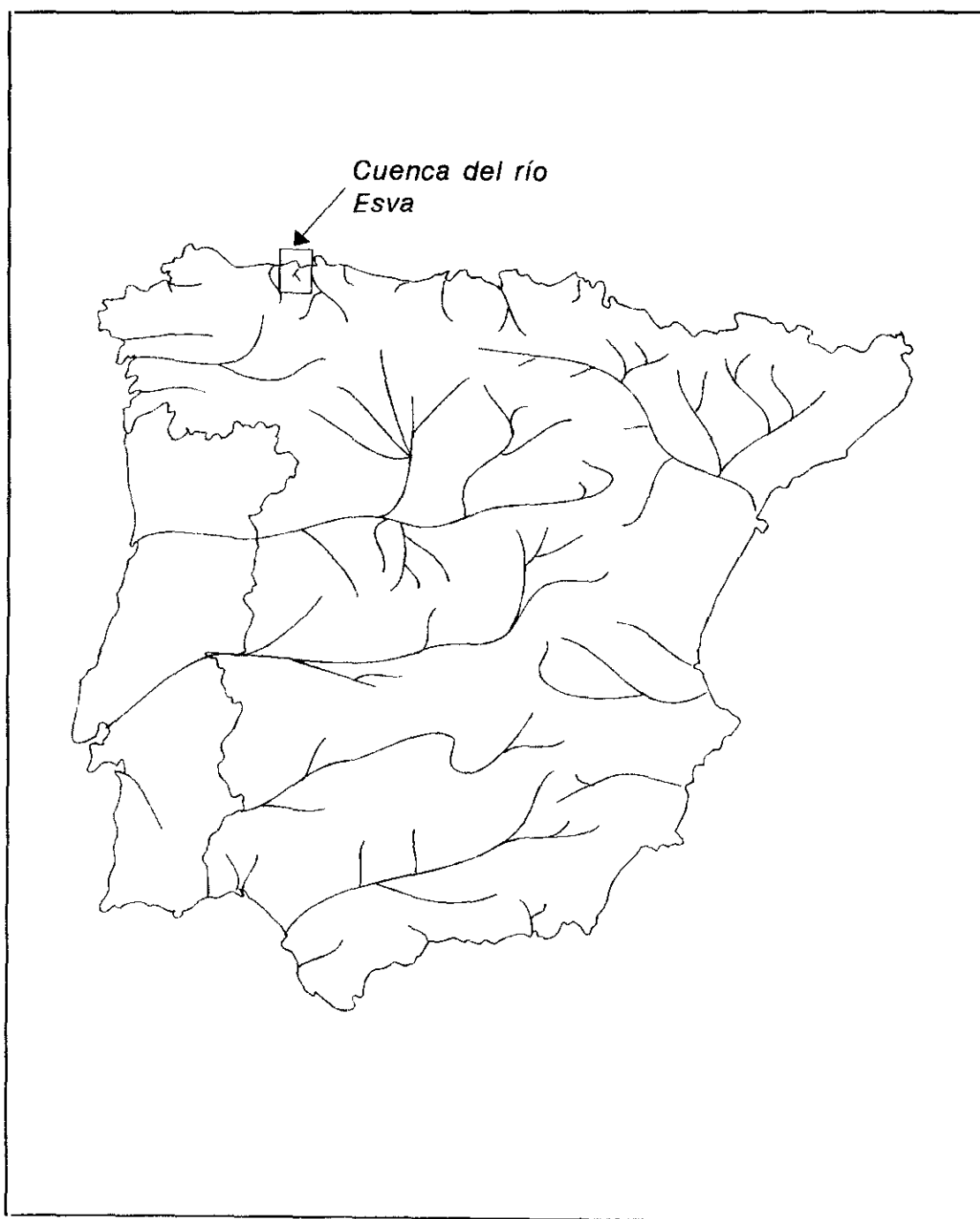
PROGRAMA DE RECOGIDA DE LOS EJEMPLARES DE *Anguilla anguilla*

RIO Y TRAMO	ALTITUD	PENDIENTE	MESES MUESTREADOS	Nº ANGUILLAS ¹
Rio Esva. (Puente de Canero)	10 m	0%	Febrero 1991	18
			Febrero 1992	10 (1)
			Mayo 1992	25
			Junio 1992	26
			Septiembre 1992	61
			Octubre 1992	22 (22)
			Diciembre 1992	20
Rio Esva. (Puente de Camberl)	15 m	0,5%	Febrero 1991	14
Rio Esva. (Puente de Trevías)	30 m	0,5%	Febrero 1991	4
Rio Llorín. (Brievés)	45 m	1%	Septiembre 1992	57
Rio Muñás. (Pontigón)	100 m	4%	Enero 1991	23 (1)
			Marzo 1991	20
			Abril 1991	10 (1)
			Octubre 1991	10
			Noviembre 1991	10
			Noviembre 1992	30 (2)
Rio Esva. (San Pedro de Paredes)	75 m	2%	Agosto 1991	30

¹ Entre paréntesis aparecen el número de anguillas plateadas

MAPA III

SITUACIÓN DE LA CUENCA DEL RÍO ESVA EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

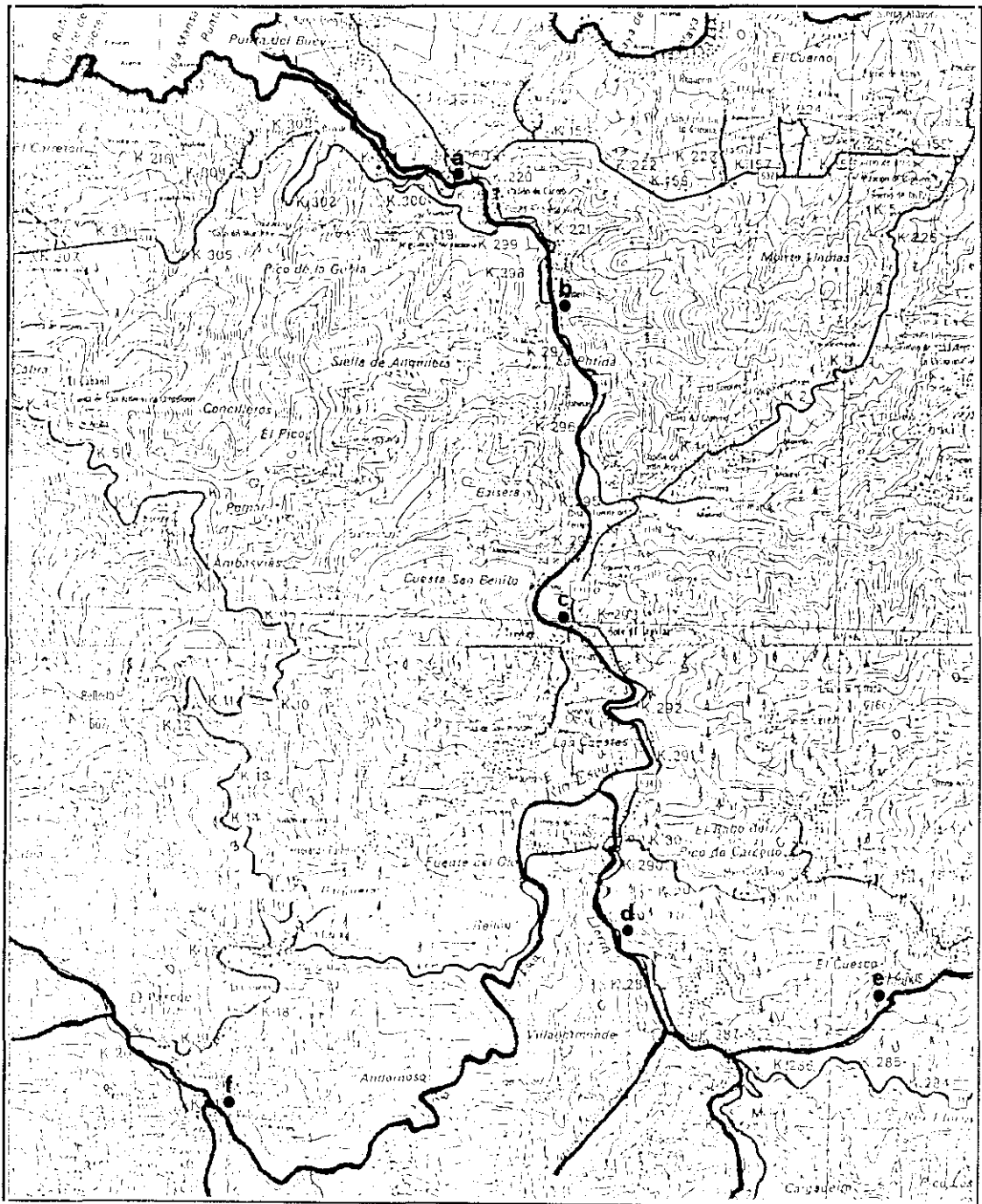


Mapa IV. Situación y longitud de los tramos de estudio

LETRA	RÍO	TRAMO	LONGITUD
a	Esva	Puente Canero	100 m
b	Esva	Puente de Camberí	50 m
c	Esva	Puente de Trevías	100 m
d	Llorín	Briefes	50 m
e	Muñás	Pontigón	200 m
f	Esva	San Pedro de Paredes	50 m

MAPA IV

SITUACIÓN Y LONGITUD DE LOS TRAMOS DE ESTUDIO



3.1.2.- Captura y mantenimiento en el laboratorio

Todos los muestreos de este estudio fueron llevados a cabo mediante un equipo de pesca eléctrica compuesto por un generador de corriente alterna, una pertiga con un cable de 60 m y una sacadera. Las características del generador eran las siguientes:

- Potencia: 900 W
- Voltaje: 220 V
- Intensidad: 1,5 A

La pesca eléctrica se basa en sumergir en el agua los dos electrodos, originando dos campos eléctricos esféricos y aislados, ya que este campo no se distribuye del un electrodo al otro sino que rodea a cada uno de ellos separadamente.

El campo del ánodo es el único útil para la pesca, con lo que cualquier voltaje que escape por el cátodo es una pérdida. Por eso, en la práctica, es ventajoso emplear un cátodo tan grande como sea posible y colocarlo en el fondo, ya que el cieno tiene más conductividad que el agua, y de esta forma todo el lecho del río es utilizado como cátodo.

El método consiste en emplazar el generador en una de las orillas, aislado del agua del río, y transformar la corriente en continua. El cátodo se sumerge en el agua de manera que quede en contacto con el lecho, de donde no se mueve. A través del cable, de longitud suficiente, se lleva la corriente al ánodo, que es móvil. El equipo humano se componía de dos personas convenientemente aisladas del agua con vadeadores y guantes de goma. Una de ellas portaba el ánodo y la otra a su lado la sacadera, o "esquileiro" como lo llaman en Asturias, para recoger los peces aturdidos. Estos se mantenían en viveros alejados del campo eléctrico.

En síntesis, la pesca eléctrica consiste en crear un campo eléctrico en el seno de la masa acuática, en el cual el pez se ve sometido a una diferencia de potencial. Esto produce diferentes comportamientos en el pez, dependiendo de la posición que adopte respecto al ánodo. Vibert, en 1963, los resume en los siguientes casos:

- 1º) El pez presenta uno de sus lados hacia el ánodo, en este caso se produce una curvatura del cuerpo hacia el ánodo y se produce la reacción del tercer caso.

2º) Cuando el pez presenta la cola hacia el ánodo, al alcanzarle el campo eléctrico sufre una serie de sacudidas; si queda en la zona de bajo gradiente de voltaje consigue escapar de los efectos del campo, en caso contrario, si el gradiente aumenta, gira hacia el ánodo y se produce el tercer caso.

3º) El pez está de cara al ánodo. Se produce la natación forzada hacia él, electrotaxia, rápida y con fuertes oscilaciones del cuerpo y después la electronarcosis, seguida de una natación forzada en estado de inconsciencia; que a menudo es acompañada de movimientos temblorosos de las agallas y de la boca. Se produce, además, un giro sobre el eje longitudinal del pez presentando el vientre hacia arriba, lo que facilita la captura.

Los ejemplares capturados utilizados para el estudio parasitológico fueron transportados en bidones de 100 litros de capacidad con aireadores de batería al laboratorio.

En el laboratorio se mantuvieron vivos en peceras de diferentes capacidades, las cuales, estaban equipadas con aireadores, filtros de agua, termostatos y alimentadores automáticos.

En algunas ocasiones, debido a la gran cantidad de anguilas recogidas, éstas eran sometidas a una temperatura de -18 °C inmediatamente después de la captura, para detener el proceso de putrefacción. Posteriormente, fueron guardadas en bolsas perfectamente etiquetadas para su transporte al laboratorio, donde se mantuvieron congeladas hasta su necropsia.

3.1.3.- Características de las anguilas

Las anguilas examinadas oscilaban entre 14,7 y 71,3 cm de longitud, 2,9 y 477,1 g de peso y tenían entre 1 y 7 años de edad. La mayoría de ellas no se pudieron sexar, ya que no alcanzaban los 25 cm de longitud. Por debajo de esta longitud la observación de las gonadas se hace muy confusa, ya que los individuos son sexualmente inmaduros. En las que sí se pudieron ver las gonadas, nos encontramos con una gran mayoría de machos.

Los ejemplares presentaban las variaciones en forma, tamaño y coloración inherentes al habitat, típicas de la especie. Sin embargo, en los muestreos realizados en los meses posteriores a mayo pudimos pescar alguna anguila plateada. Estas mostraban unos rasgos morfológicos diferentes y muy característicos, como el engrosamiento y color amarillento de

la piel, los ojos agrandados y las aletas pectorales agudizadas. La presencia en estos meses es debido a que migran corriente abajo entre julio y diciembre (Tesch, 1975; Vollestad *et al.*, 1986), aunque pueden aparecer durante todo el año (Hvidsten, 1985).

3.2.- MATERIAL DE LABORATORIO

- Material de disección
- Cubetas de tinción
- Lupa binocular NIKON SMZ-10, para la recogida y separación de los helmintos
- Microscopio OLYMPUS B.H.C., para el estudio morfológico
- Micrómetro ocular OLYMPUS O.S.M., para el estudio morfométrico
- Portaobjetos calibrado ZEISS 005, para el estudio morfométrico
- Cámara clara OLYMPUS, adaptada la microscopio, para realizar los dibujos
- Equipo fotográfico automático OLYMPUS PM-10-35-A, para hacer las microfotografías

3.3.- TÉCNICAS PARASITOLÓGICAS

3.3.1.- Necropsia y procedimientos

Para cada anguila, antes del estudio parasitológico, se tomaban los siguientes datos:

- Longitud
- Peso
- Edad
- Sexo
- Fecha de la captura, río y tramo de procedencia

La longitud se midió en centímetros, a partir del borde anterior de la boca hasta la confluencia de la aleta anal con la dorsal. El peso se tomó en gramos.

La edad se determinó a partir de la lectura de los anillos de un par de otolitos, denominados "sagita". Estos son extraídos, mediante un corte longitudinal en la cabeza, de las cavidades óticas. Los otolitos fueron leídos con lupa binocular usando luz reflejada contra un fondo negro. Previamente habían sido inmersos en etanol 96° durante 24 horas para hacer más visibles los anillos (Vollestad, 1985).

Por cada anillo opaco se contabilizó un año, a excepción de un doble anillo que rodea el núcleo del otolito, que indica la llegada de la angula al río.

El sexo se establece, durante la necropsia, de la siguiente forma: una vez abierta la cavidad abdominal y retirado el tracto digestivo se pueden observar las gonadas en las anguilas maduras. Debido a su transparencia es necesario utilizar unas gotas de Gilson (Begenal, 1970) para coagular el albumen y hacerlas más conspicuas. Atendiendo a la morfología externa, las hembras presentaban unas gonadas de aspecto acintado y en los machos la forma apreciada era de un hilo lobulado (Tesch, 1977).

Las anguilas se sacrificaban mediante un corte limpio efectuado por detrás de la cabeza o mediante una fuerte contusión con un objeto duro en la boveda craneana. Debido a la poca cantidad de sangre que poseen, solíamos utilizar la sangre del corte para realizar los frotis sanguíneos y el examen directo en fresco.

Después de reconocer detalladamente la superficie externa del pez, tanto en el aspecto macroscópico, como en extensiones microscópicas, se someten primero las branquias a un minucioso examen. Para ello es necesario efectuar un corte casi circular con objeto de dejar las branquias al descubierto. Los arcos branquiales se extraen uno a uno colocándolos sobre una placa de Petri con solución salina al 0,9%. Posteriormente son observados bajo la lupa y microscopio.

A continuación se inicia el reconocimiento de los órganos internos. A tal fin se liberan los órganos de la cavidad abdominal practicando con la tijera un corte que comienza por encima del ano y discurre sagitalmente hacia delante hasta la cavidad pericárdica (Reichenbach-Klinke, 1982).

Una vez dejada al descubierto la cavidad abdominal, se procede al reconocimiento de los diversos órganos en ella contenidos y que ahora resultan asequibles. En el examen se siguió el siguiente orden de trabajo:

1º) Comprobación del estado general de la cavidad abdominal y detección de fases larvarias de helmintos adheridas a visceras y plexos mesentéricos.

2º) Extracción del tracto digestivo y órganos anejos, para su observación macroscópica independiente.

3º) Improntas de órganos compactos (hígado, bazo y riñón).

4º) Corte y frotis de órganos huecos (vesícula biliar, vejiga urinaria, vejiga natatoria, corazón e intestino).

5º) Observación del contenido gastroentérico mediante lupa binocular en una placa de Petri con solución salina al 0,9%. Previamente el tubo digestivo lo dividíamos en las siguientes tres partes para analizar por separado:

- Esófago, estómago y ciego pilórico
- Intestino anterior
- Intestino posterior

Por último se extraen y examinan los globos oculares.

Todos los datos obtenidos se anotaban minuciosamente en una ficha que se abría para cada anguila necropsada. Todas estas observaciones se unían a los antecedentes al examen parasitológico.

3.3.2.- Estudio de protozoos

3.3.2.1.- Protozoos hemáticos

Primero se realiza un examen directo de sangre en fresco, para ver los posibles parásitos existentes. Posteriormente se realizan frotis sanguíneos que se tiñen por el método May-Grünwald-Giemsa.

3.3.2.2.- Protozoos no hemáticos

Previamente se hace una observación directa de un corte del órgano al microscopio, donde podemos ver las posibles formas parásitas existentes. Posteriormente se realizan extensiones o improntas, que se tiñen, salvo excepciones, por el método de Giemsa-Suárez Peregrín.

Cuando la preparación contenía ooquistes de coccidios, se añadía en el mismo portaobjetos, una gota de solución al 2,5% de Dicromato Potásico para que maduraran y se sellaba

el cubre con D.P.X. para mantener el estado de humedad. Después de la esporulación eran observados al microscopio, donde se dibujaban y medían.

En algunas ocasiones cuando aparecieron ciliados se recurrió a la impregnación argéntica de Klein, sin no muy buenos resultados.

En el caso de los mixosporidios, cuando el número de esporas que obteníamos era muy elevado se realizaba sobre la misma preparación la extrusión del filamento polar mediante la adición de una gota de solución de Urea al 10%.

Finalmente indicar un último método en el caso específico de los mixosporidios del género *Myxobolus*, que debido a la importancia sistemática de revelar la vacuola iodófila del esporoplasma, se le añadía una gota de Lugol al 1% a la preparación con esporas.

3.3.2.3.- Tinciones

Método de May-Grünwald-Giemsa

Soluciones utilizadas: - Alcohol metílico puro
- Solución Giemsa

El órgano se aplasta sobre un portaobjetos, extendiéndolo en una capa muy fina. Dejamos secar la preparación y la fijamos con el alcohol metílico durante 5 minutos. Después la introducimos en la solución acuosa Giemsa al 17,5% de 20 a 30 minutos. Se lava la preparación, dejándola secar al aire. Y, finalmente, se observa en el microscopio con el objetivo de inmersión.

Método de Giemsa-Suárez-Peregrín

Es una modificación del método anterior. Consiste en realizar las extensiones con una gota de suero. Proporciona unas imágenes muy nítidas de los protozoos, sobre todo de formas trofozoicas.

Impregnación argéntica de Klein

La utilizamos en extensiones con ciliados con el objetivo de visualizar el disco adhesivo. Los frotis se dejan secar al aire. Se cubren, después, con una solución de Nitrato de Plata al 2% durante 8 minutos. Y, por último, se expone a luz ultravioleta durante 20 minutos.

3.3.3.- Estudio de los helmintos

3.3.3.1.- Recogida de los helmintos

Una placa de Petri, que contenía solución salina al 0,9%, se llevaba a una lupa binocular, y con ayuda de unas agujas enmangadas se abría longitudinalmente cada parte del tracto digestivo, saliendo al exterior todo su contenido. Con la misma aguja se disgregaban los restos alimenticios y las heces, para dejar libres los helmintos que se encuentran allí. Posteriormente, se raspa cuidadosamente la mucosa para observar y separar los posibles estados larvarios enquistados.

Resulta interesante la observación en fresco, ya que nos permite conocer y esquematizar la localización y forma de las estructuras *in vivo* de dichos helmintos, que por tratamientos posteriores pueden quedar ligeramente modificados.

Los ejemplares de helmintos hallados se recogían mediante un pincel o con una pipeta Pasteur provista de un bulbo de goma.

3.3.3.2.- Relajación, fijación y conservación de los helmintos

En el caso de los monogeneas, utilizábamos, antes de la fijación, un relajante que consistía en una solución de formol muy diluída al 0,025%. Esta relajación provocada, nos permitía separarlos de los arcos branquiales a los que estaban unidos por el opisthaptor. La fijación la realizábamos con formol al 10% tamponado con fosfato.

Los cestodos eran recogidos y fijados en formol al 10% caliente, para después conservarlos en botecitos con formol al 10% tamponado con fosfato, hasta el momento de su tinción y montaje.

Para los nematodos se ha utilizado la técnica de Loos (Neveu-Lemaire, 1936). La fijación y relajación mas adecuada consiste en introducir los helmintos en viales conteniendo

alcohol de 70°, a una temperatura de 70-75 °C aproximadamente, y agitarlos durante 8 a 10 segundos, con lo que quedaban perfectamente estirados. Los que no se montaban en el momento se guardaban en frascos debidamente etiquetados con alcohol 70° y cubiertos de una fina capa de glicerina para evitar la evaporación.

En los acantocéfalos la muerte y relajación se producía en agua destilada a 4 °C durante 24 horas para provocar la evaginación de la probóscide. Posteriormente se fijaban en alcohol 70° y se conservaban, hasta su montaje, igual que los nematodos.

3.3.3.3.- Tinción y montaje de los monogeneas

Una vez fijados, se montan temporalmente en medio acuoso sobre un portaobjetos desengrasado. Como líquidos de montaje acuoso se pueden utilizar medios con un IR moderado como son: Lactofenol (1,44), ácido láctico (1,44) o glicerol (1,46), con los que no era necesaria la deshidratación.

Con una aguja enmangada colocábamos, con cuidado, el verme en la posición adecuada y finalmente deslizábamos encima el cubreobjetos.

Como líquido de montaje se utilizó Lactofenol de Amman cuya composición es la siguiente:

- Cristales de fenol una parte
- Acido láctico una parte
- Glicerina dos partes
- Agua destilada una parte

Al lactofenol le añadíamos un colorante. Los colorantes que se utilizaron fueron el Verde Rápido y Azul de Algodón. Con estos, conseguimos que se tiñeran sobretodo las estructuras esclerotizadas de los monogeneas como son los *hamuli*, barra transversal, ganchos marginales, vagina y aparato copulador.

3.3.3.4.- Tinción y montaje de los cestodos

Tras ser extraídos del líquido conservador, los cestodos se dejan en ácido acético concentrado durante varias horas para disolver los corpúsculos calcáreos del tejido cortical del helminto.

A continuación se colocan en agua un tiempo variable y se introducen en el colorante, en el cual permanecen 24 horas. El colorante que nosotros utilizamos fue el carmín clorhídrico alcohólico, obtenido de la siguiente forma:

Se mezclan 5 g de carmín número 40 con 5 ml de clorhídrico concentrado, y 5 ml de agua destilada; se deja una hora en maceración y se añaden 200 ml de alcohol de 90°. Por último, se hierve suavemente hasta su completa disolución.

Tras la coloración, el segundo paso es la diferenciación en alcohol clorhídrico. Para ello se deposita el verme teñido en una placa de Petri con alcohol de 70°, al que se le va añadiendo, gota a gota, solución de clorhídrico al 2%. Esta operación debe realizarse cuidadosamente a la lupa binocular para poder observar el momento óptimo de decoloración, que coincide generalmente con la aparición de una tonalidad rosada en el parásito. Una excesiva coloración es perjudicial, ya que impide que resalten suficientemente las estructuras internas del helminto.

La duración de la decoloración depende mucho del tamaño y el grosor del cestodo con que se esté trabajando. Aquellos helminto más grandes y gruesos requieren no sólo un mayor tiempo de permanencia en el diferenciador, sino a menudo una mayor proporción de clorhídrico.

Tras la diferenciación se procede al montaje en un medio anhidro, para ello es necesario la total deshidratación y el aclaramiento con agentes de IR elevado: Xileno o Tolueno, que endurecen las piezas y las hacen quebradizas.

Para la deshidratación se dispondrá de una cadena formada por varios alcoholes. El parásito permanecerá unos 30 minutos en cada uno de los siguientes alcoholes: 70° \Rightarrow 85° \Rightarrow 96° \Rightarrow Absoluto. Tras esto, se pasa rápidamente el verme a xilol para su transparentación, procurando que no se rehidrate, ya que habría que repetir el proceso desde el principio.

Por último, se procede al montaje del cestodo entre portaobjeto y cubreobjetos con bálsamo de Canadá o en polímeros sintéticos con disolvente orgánico. Para ello se coloca sobre el portaobjetos una gota grande de D.P.X., a la que se traslada lo más rápidamente posible un ejemplar transparentado, colocándolo en el fondo de la gota para que no se vaya al borde del cubreobjeto. Se pone el cubreobjeto y se extrae por presión el líquido de montaje sobrante. Si falta líquido de montaje se termina de llenar por capilaridad.

3.3.3.5.- Aclarado y montaje de los nematodos y acantocéfalos

Montaje de cuerpo entero

En el montaje de cuerpo entero, el proceso es directo del fijador al líquido de montaje de base acuosa. Se coloca el helminto sobre un portaobjeto con una cantidad suficiente de Lactofenol de Amman, y se sitúa encima el cubreobjeto. Después, se hace rodar el parásito hasta conseguir la posición adecuada.

En esta práctica, en ocasiones, se utilizó en combinación con el líquido de montaje el colorante Azul de Algodón como contraste o unas gotas del Lugol al 5% para resaltar la cubierta de los huevos de los helmintos.

En los primeros días se observan con nitidez las estructuras cuticulares. Más tarde se pueden observar los órganos internos con mayor claridad.

Con esta técnica el aclaramiento no es excesivo ni la preparación permanente. El estudio morfológico se ve facilitado porque este tipo de preparaciones permite situar el ejemplar de modo cuantas veces sea necesarias.

Únicamente se presentó la dificultad de un ligero arrugamiento de los ejemplares cuando se pasaban del conservador (Alcohol de 70º) al lactofenol, como consecuencia de la distinta viscosidad de ambos líquidos, pero al cabo del tiempo volvían a recuperar su forma inicial.

Finalmente, los parásitos, una vez estudiados, medidos y clasificados, se separan por especies y se conservan nuevamente en viales con alcohol de 70º.

Montaje del extremo apical

Para la observación de la parte apical de los nematodos aplicamos la técnica agar-agua descrita por Esser (1986).

Se prepara una mezcla de agar-agua al 1,7% y se deja enfriar en unas placas de Petri con un grosor de 4 mm. Una vez que haya solidificado, se cortan cuadrados de 15 x 15 mm y uno de estos se coloca en un portaobjetos practicándose un corte que divida al cuadrado en dos partes. Después se sitúa el nematodo con el extremo apical hacia arriba, quedando

la estructura bucal ligeramente saliente; posteriormente se unen los dos trozos de agar. Se le añade una gota de lactofenol de Amman y se pone un cubreobjetos. Una vez aclarado, se observa al microscopio a 100x, con una gota de aceite de inmersión.

Realizamos, también, una modificación de dicha técnica, que consiste en clavar una aguja en el agar haciendo un pequeño taladro e introduciendo en él, con la ayuda de la aguja, la porción anterior cortada del nematodo. De este modo se consigue fácilmente que quede en posición adecuada para su observación.

3.3.4.- Calibrado y medición de los parásitos

Para efectuar la medición de los protozoos y helmintos encontrados, utilizamos un microscopio al que se le había acoplado un micrómetro ocular, previamente calibrado.

3.3.4.1.- Medidas en protozoos

o En *Trypanosoma granulosum*

Se practicaron las siguientes mediciones en los tripomastigotes:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud del flagelo libre
- Distancia del kinetoplasto a la parte posterior del cuerpo
- Distancia del kinetoplasto a la mitad del núcleo
- Distancia de la mitad del núcleo a la parte anterior del cuerpo
- Tamaño del núcleo

Además se calcularon los siguientes índices:

- Índice nuclear: cociente entre la distancia del núcleo al extremo posterior y la distancia al extremo anterior.
- Índice flagelar: cociente entre la longitud del cuerpo y la longitud del flagelo libre.
- Índice del kinetoplasto: cociente entre la distancia del núcleo al extremo posterior y la distancia del kinetoplasto a la mitad del núcleo.

○ En los eimeriidos

Se practicaron las siguientes mediciones en los ooquistes:

- Longitud y anchura máxima del ooquiste
- Longitud y anchura máxima de los esporocistos
- Longitud y anchura máxima de los esporozoítos

○ En *Ichthyophthirius multifiliis*

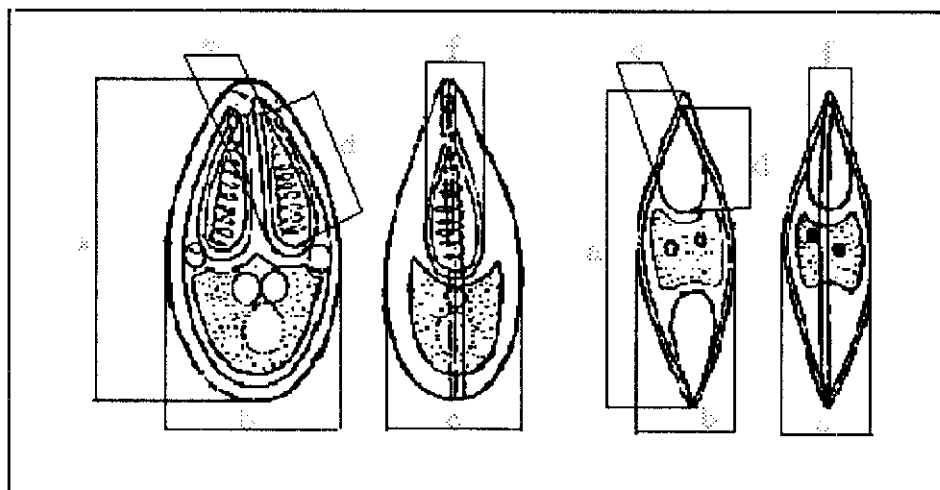
Se practicaron las siguientes mediciones en el trofote:

- Longitud y anchura máxima del trofote
- Longitud y anchura máxima del macronúcleo
- Diámetro del micronúcleo

○ En los mixosporidios

Se realizaron las siguientes mediciones en las esporas:

- Longitud de la espora (a)
- Anchura máxima de la espora (b)
- Grosor de la espora (c)
- Longitud de las cápsulas polares (d)
- Anchura máxima de las cápsulas polares (e)



- Número de vueltas del filamento polar en la cápsula (f)
- Longitud del filamento polar cuando se encuentra evaginado
- Número de marcas suturales de las valvas (en esporas del género *Myxobolus*)
- Número de estriaciones en las valvas (en esporas del género *Myxidium*)
- Longitud y número de cerdas posteriores (en esporas del género *Hoferellus*)

Además se midieron en los pansporoblastos del género *Hoferellus*:

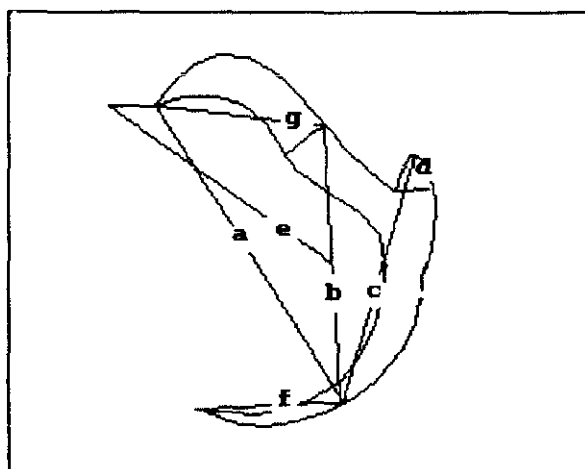
- Longitud y anchura máxima del pansporoblasto

3.3.4.2.- Medidas en helmintos

o En *Pseudodactylogyrus anguillae*

Se realizaron las siguientes mediciones:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud del aparato copulador
- Longitud de la vagina
- Tamaño del testículo
- Tamaño del ovario
- Medidas del *hamulus* (Ogawa & Egusa, 1976):



- Longitud de la barra transversal

- Anchura máxima de la barra transversal
- Longitud total de los ganchos marginales
- Longitud del mango de los ganchos marginales

○ En *Bothriocephalus claviceps*

- Longitud total
- Anchura máxima
- Longitud del escólex
- Anchura máxima del escólex
- Tamaño de los proglótides
- Tamaño de los botrios
- Diámetro de los testículos
- Número de testículos
- Tamaño de la bolsa del cirro
- Diámetro de las glándulas vitelógenas
- Tamaño del ovario
- Tamaño del huevo

○ En *Pseudocapillaria tomentosa*

Se realizaron las siguientes mediciones:

En los machos:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud total del esófago
- Longitud del esófago muscular
- Longitud del esticosoma
- Número total de esticocitos
- Anchura en la mitad del cuerpo de la banda bacilar lateral
- Distancia desde el anillo nervioso periexofágico al extremo anterior
- Distancia del ano al extremo posterior
- Longitud y anchura máxima de la espícula

En las hembras:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud total del esófago
- Longitud del esófago muscular
- Longitud del esticosoma
- Número total de esticocitos
- Anchura en la mitad del cuerpo de la banda bacilar lateral
- Distancia desde el anillo nervioso periexofágico al extremo anterior
- Distancia del ano al extremo posterior
- Distancia de la vulva al extremo anterior
- Longitud y anchura máxima de los huevos
- Grosor de la cubierta de los huevos
- Longitud y anchura máxima de las cápsulas polares

○ En *Paraquimperia tenerrima*

Se realizaron las siguientes mediciones:

En los machos:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud de la faringe muscular
- Longitud total del esófago
- Anchura de la porción anterior del esófago
- Anchura de la porción posterior del esófago
- Distancia desde el anillo nervioso periexofágico al extremo anterior
- Distancia del poro excretor al extremo anterior
- Distancia desde los deridios al extremo anterior
- Distancia del ano al extremo posterior
- Longitud y anchura máxima de las espículas
- Longitud del *gubernaculum*

En las hembras:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud de la faringe muscular
- Longitud total del esófago
- Anchura de la porción anterior del esófago
- Anchura de la porción posterior del esófago
- Distancia desde el anillo nervioso periexofágico al extremo anterior
- Distancia del poro excretor al extremo anterior
- Distancia desde los deridios al extremo anterior
- Distancia del ano al extremo posterior
- Distancia de la vulva al extremo posterior
- Longitud y anchura máxima de los huevos

○ En *Spinitectus inermis*

Se realizaron las siguientes mediciones:

En los machos:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud máxima de las espinas cuticulares
- Número máximo de espinas por anillo
- Número total de anillos
- Longitud del vestíbulo incluyendo el prostoma
- Longitud y anchura máxima del prostoma
- Longitud del esófago muscular
- Longitud del esófago glandular
- Distancia desde el anillo nervioso periexofágico al extremo anterior
- Distancia del poro excretor al extremo anterior
- Distancia del ano al extremo posterior
- Longitud de las espículas

En las hembras:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud máxima de las espinas cuticulares
- Número máximo de espinas por anillo
- Número total de anillos
- Longitud del vestíbulo incluyendo el prostoma
- Longitud y anchura máxima del prostoma
- Longitud del esófago muscular
- Longitud del esófago glandular
- Distancia desde el anillo nervioso periexofágico al extremo anterior
- Distancia del poro excretor al extremo anterior
- Distancia del ano al extremo posterior
- Distancia de la vulva al extremo posterior
- Longitud y anchura máxima de los huevos

Además se calcularon las siguientes razones:

- Razón espicular
- Razón esófago muscular/esófago glandular
- Razón longitud del esófago/longitud total
- Razón longitud postvulvar/longitud prevulvar

○ En *Acanthocephalus clavula*

Se realizaron las siguientes mediciones:

En los machos:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud total de la probóscide
- Anchura máxima de la probóscide
- Longitud de los ganchos
- Número de filas de ganchos
- Número máximo de ganchos por fila

- Longitud de la raíz de los ganchos
- Longitud del receptáculo de la probóscide
- Anchura máxima de la bolsa de la probóscide
- Longitud de los lemniscos
- Longitud total del sistema reproductor
- Longitud y anchura máxima de los testículos
- Longitud y anchura máxima de las glándulas cementantes

En las hembras:

- Longitud del cuerpo
- Anchura máxima del cuerpo
- Longitud total de la probóscide
- Anchura máxima de la probóscide
- Longitud de los ganchos
- Número de filas de ganchos
- Número máximo de ganchos por fila
- Longitud de la raíz de los ganchos
- Longitud del receptáculo de la probóscide
- Anchura máxima de la bolsa de la probóscide
- Longitud de los lemniscos
- Longitud total del sistema reproductor
- Longitud de la vagina
- Longitud del útero
- Longitud de la campana uterina
- Longitud y anchura máxima de los huevos
- Longitud y anchura máxima del embrión

3.4.- ESTUDIO TAXONÓMICO

3.4.1.- En Protozoos

Para la clasificación de los protozoos se ha seguido a Levine *et al.* (1980), hasta el taxón de Orden, basándonos para llegar a familia y género en textos de Protozoología general y Parasitología de peces tales como: Grassé (1952), Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.* (1964), Pellérdy (1974), Kreier (1977-1978), Levine (1980), Lom (1990) y Lom & Dyková

(1992). Asimismo, hemos utilizado diversas separatas de revistas científicas para la identificación y comparación con los protozoos hallados que citaremos más adelante.

3.4.2.- En Helmintos

Para la identificación de los helmintos hallados se consultaron las obras de Sproston (1946), Yamaguti (1958-1963), Grassé (1961), Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.* (1964), Skrjabin *et al.* (1957, 1971b), Schmidt (1970, 1986), claves de la C.A.B. (Commonwealth Agricultural Bureaux, 1974, 1976, 1978) y Amin (1987), además de otros trabajos relacionados directamente con los helmintos hallados que nombraremos posteriormente.

3.5.- ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

A partir de las poblaciones parasitarias encontradas se extrajeron unas muestras en las que realizamos las mediciones de los parámetros morfológicos. A partir de la distribución de resultados obtenidos realizamos el análisis estadístico, empleando los métodos habituales (Sokal & Rohlf, 1979). Se calcularon el valor mínimo (m), valor máximo (M), la media aritmética (\bar{x}) y la desviación típica (σ) de cada distribución de valores en cada parámetro morfológico.

Por otro lado, se calculó la prevalencia y la intensidad media de parasitación para las diferentes especies parásitas estudiadas en *Anguilla anguilla*.

En parasitología, la prevalencia se refiere a la relación existente entre el número de individuos hospedadores de una especie determinada, infestados o infectados por un parásito de una especie determinada, y el número total de hospedadores de la especie examinados, expresándose en porcentaje de animales parasitados (Margolis *et al.*, 1982).

Este índice, por tanto, no distingue entre individuos hospedadores más o menos parasitados, incluyendo dentro del mismo compartimento a todos los individuos hospedadores infestados o infectados, independientemente del número de individuos de la especie parásita en cuestión que transportan, y diferenciándolos de todos aquellos no parasitados por individuo alguno de dicha especie parásita, que son englobados en el otro y único compartimento de no parasitados, vayan éstos o no infestados o infectados por individuos de otras especies parásitas. Para subsanar este defecto, se recurre a otro dato ecológico importante, que es el de la "carga parasitaria" o "intensidad de parasitación".

La intensidad de parasitación es el número de individuos, de una especie parásita dada, presente y coexistente en cada individuo hospedador parasitado de una muestra de una población de hospedadores. Si consideramos que el conjunto de los parásitos de una misma especie presentes en un hospedador, constituye una infrapoblación, la intensidad será pues el efectivo de esa infrapoblación. Con frecuencia se expresa mediante un intervalo numérico o rango.

La intensidad media es, en cambio, la media de las intensidades de parasitación individuales de los hospedadores parasitados de una muestra de una población hospedadora. Dicho de otra forma, se trata del cociente entre el número total de individuos de una especie parásita concreta en una muestra de una especie hospedadora, y el número de individuos infestados de la especie hospedadora en la misma muestra. Se refiere al número medio de individuos de una especie parásita determinada por hospedador infestado en una muestra.

La elaboración del estudio estadístico de cada muestra, así como el diseño de gráficas, se ha realizado gracias a la aplicación en ordenador de los programas Harvard Graphics 3.0 y Excel 3.0 en el entorno Windows.

RESULTADOS

4.- RESULTADOS

4.1.- PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS DEL AGUA

En cada muestreo que se realizó en la cuenca del río Esva, se midieron los siguientes parámetros físico-químicos del agua: temperatura (°C), pH, oxígeno disuelto (mg/l) y salinidad (‰).

Los resultados aparecen, para cada mes y tramo, en la Tabla IV.

4.2.- CONTENIDO GASTROENTÉRICO DE LAS ANGUILAS

Como hizo notar Dogiel (1961), es indudable que la parasitofauna de un hospedador está relacionada con la ingesta del mismo, especialmente por lo que respecta a aquellos parásitos que entran en el hospedador al ser ingeridos con el alimento. Además, el carácter de la ingesta ejerce una influencia indirecta no menos importante sobre el proceso de formación de la parasitofauna, sobre todo en el caso de la población parasitaria del intestino.

En definitiva, tanto la ingesta del hospedador como el habitat en el que este obtiene la parte fundamental de su alimento, determinan, en gran parte, la composición de su parasitofauna. Por ello, el conocimiento de las costumbres alimentarias de los hospedadores, en nuestro caso concreto las anguilas, constituye una ayuda importantísima en el estudio de la parasitofauna.

Según Moriarty (1979), en los estómagos de anguilas europeas de los ríos irlandeses pueden encontrarse gran cantidad de organismos de los que, la mayor parte, son peces. En las anguilas de más de 60 cm es mucho menor la proporción de invertebrados, aunque ninguna se alimenta exclusivamente de peces. Muus & Dahlstrom (1981) indican que las anguilas europeas en aguas dulces se alimentan de pequeños peces, cangrejos de río, ranas, caracoles (*Limnaea*), larvas de insectos y huevos de otros peces.

Esta situación es la que observamos también en nuestras anguilas. Las identificaciones fueron hechas hasta nivel de género en la mayoría de los casos, pero en ocasiones no fue posible llegar, figurando sólo hasta familia.

TABLA IV
PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS DEL AGUA

AÑO	MES	TRAMO	Tª	PH	O ₂	SALINIDAD
1991	Enero	Río Muñas (Pontigón)	6,0	6,5	14	0,0
	Febrero	Río Esva (Puente de Camberl)	6,5	6,4	14	0,0
	—	Río Esva (Puente de Canero)	7,0	6,4	13	0,3
	—	Río Esva (Puente de Trevías)	6,5	6,4	14	0,0
	Marzo	Río Muñas (Pontigón)	7,0	6,5	13	0,0
	Abril	Río Muñas (Pontigón)	8,0	6,5	14	0,0
	Agosto	Río Esva (San Pedro de Paredes)	17,0	-	11	0,0
	Octubre	Río Muñas (Pontigón)	10,0	-	13	0,0
	Noviembre	Río Muñas (Pontigón)	7,0	6,4	14	0,0
1992	Febrero	Río Esva (Puente Canero)	6,0	-	-	0,3
	Mayo	Río Esva (Puente de Canero)	10,0	-	13	0,3
	Junio	Río Esva (Puente Canero)	10,0	-	-	0,3
	Septiembre	Río Esva (Puente de Canero)	11,0	-	12	0,0
	—	Río Llorín (Brieves)	10,0	-	-	0,0
	Octubre	Río Esva (Puente de Canero)	9,0	6,4	13	0,3
	Noviembre	Río Esva (Puente de Canero)	7,0	-	14	0,3
	Diciembre	Río Esva (Puente de Canero)	6,0	-	-	0,3

El alimento de las anguilas puede clasificarse, siguiendo el criterio de Awachie (1965), en dos grupos: fauna de fondo y fauna de superficie flotante. De acuerdo con este esquema, también adoptado por Álvarez-Pellitero (1979) para la trucha, la fauna hallada en el contenido gastroentérico de nuestras anguilas es la siguiente:

1.- FAUNA DE FONDO

Phylum Arthropoda

Clase Insecta

Orden Trichoptera: larvas y pupas de *Hydroptila* sp., *Rhyacophila* sp., *Hydropsicha* sp. y otras sin determinar pertenecientes algunas a la familia Limnophyllidae.

Orden Ephemeroptera: Ninfas de *Baetisca* sp. y *Ephemera* spp.

Orden Plecoptera: Ninfas de *Perla* sp., *Nemurella* sp. y otras sin determinar.

Orden Diptera: Larvas de Simuliidae y Chironomidae.

Orden Odonata: Ninfas de Anisoptera y Zygoptera sin determinar.

Phylum Anelida

Clase Oligochaeta: especies sin determinar.

Clase Hirudinea: especies sin determinar.

Phylum Molusca

Clase Gastropoda: *Bythinia* sp.

2.- FAUNA DE SUPERFICIE Y FLOTANTE

Phylum Arthropoda

Clase Insecta

Orden Trichoptera: Estadios adultos de Hydroptilidae y especies sin determinar.

Orden Ephemeroptera: adultos sin determinar.

Orden Plecoptera: Adultos de Neumouridae y Perlidae.

Orden Diptera: Pupas y adultos de Simuliidae, Chironomidae y Tipulidae.

Orden Coleoptera: adultos sin determinar.

Clase Arachnidae: especies sin determinar.

Clase Crustacea

Orden Cladocera: Chydoridae y Daphnidae sin determinar.

Orden Isopoda: Asellidae sin determinar.

Orden Amphipoda: sin determinar.

4.3.- RESULTADOS DE PROTOZOOS

4.3.1.- Distribución y porcentajes

Para el estudio de protozoos, se diseccionaron 390 ejemplares de *Anguilla anguilla* procedentes de la cuenca del río Esva, al oeste del Principado de Asturias. Del total de anguillas examinadas se han encontrado protozoos en 368 ejemplares, lo cual representa un porcentaje de parasitación del 94,61%.

Hemos identificado un total de 9 especies de protozoos localizados en diferentes tejidos y órganos. De las 9 especies, 5 son mixosporidios, 2 apicomplexas, 1 flagelado y 1 ciliado, que son las siguientes:

Trypanosoma granulosum

Epieimeria anguillae

Octosporella sp.

Ichthyophthirius multifiliis

Myxidium giardi

Zschokkella stettinensis

Neomyxobolus sp.

Hoferellus gilsoni

Myxobolus kotlani

Desde la Tabla V hasta la Tabla XIII relacionamos las diferentes especies de protozoos encontradas con sus respectivos porcentajes de parasitación para cada tramo y mes de muestreo.

En la Gráfica I, en diagrama de barras verticales, se muestra la prevalencia y el número de casos positivos globales para cada especie.

RESULTADOS

TABLA V

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Trypanosoma granulosum*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	18	100,00
Febrero 92	10	10	100,00
Mayo 92	25	25	100,00
Junio 92	26	26	100,00
Septiembre 92	61	55	90,16
Octubre 92	22	22	100,00
Diciembre 92	20	19	95,00
Río Esva (Puente de Camberl)			
Febrero 91	14	8	57,14
Río Esva (Puente de Trevías)			
Febrero 91	4	4	100,00
Río Llorín (Brievés)			
Septiembre 92	57	55	96,49
Río Muñás (Pontigón)			
Enero 91	23	23	100,00
Marzo 91	20	15	75,00
Abril 91	10	8	80,00
Octubre 91	10	8	80,00
Noviembre 91	10	9	90,00
Noviembre 92	30	29	96,66
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	29	96,66
TOTALES	390	363	93,07

TABLA VI
PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Epieimeria anguillae*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILLAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	0	-
Febrero 92	10	0	-
Mayo 92	25	5	20,00
Junio 92	26	9	34,61
Septiembre 92	61	23	37,70
Octubre 92	22	4	18,18
Diciembre 92	20	4	20,00
Río Esva (Puente de Camberl)			
Febrero 91	14	1	7,14
Río Esva (Puente de Trevías)			
Febrero 91	4	2	50,00
Río Llorín (Brieves)			
Septiembre 92	57	10	17,54
Río Muñás (Pontigón)			
Enero 91	23	0	-
Marzo 91	20	0	-
Abril 91	10	2	20,00
Octubre 91	10	5	50,00
Noviembre 91	10	0	-
Noviembre 92	30	7	23,33
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	5	16,66
TOTALES	390	77	19,74

TABLA VII
PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Octosporella* sp.

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	0	-
Febrero 92	10	0	-
Mayo 92	25	0	-
Junio 92	26	0	-
Septiembre 92	61	0	-
Octubre 92	22	0	-
Diciembre 92	20	0	-
Río Esva (Puente de Camberl)			
Febrero 91	14	0	-
Río Esva (Puente de Trevías)			
Febrero 91	4	0	-
Río Llorín (Brievés)			
Septiembre 92	57	1	1,75
Río Muñás (Pontigón)			
Enero 91	23	0	-
Marzo 91	20	0	-
Abril 91	10	0	-
Octubre 91	10	0	-
Noviembre 91	10	0	-
Noviembre 92	30	0	-
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	0	-
TOTALES	390	1	0,25

TABLA VIII

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Ichthyophthirius multifiliis*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	9	50,00
Febrero 92	10	0	-
Mayo 92	25	3	12,00
Junio 92	26	2	7,69
Septiembre 92	61	0	-
Octubre 92	22	2	9,09
Diciembre 92	20	0	-
Río Esva (Puente de Camberí)			
Febrero 91	14	3	21,42
Río Esva (Puente de Trevías)			
Febrero 91	4	2	50,00
Río Llorín (Brievés)			
Septiembre 92	57	0	-
Río Muñás (Pontigón)			
Enero 91	23	0	-
Marzo 91	20	0	-
Abril 91	10	0	-
Octubre 91	10	0	-
Noviembre 91	10	0	-
Noviembre 92	30	0	-
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	0	-
TOTALES	390	21	5,38

TABLA IX
PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Myxidium giardi*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	9	50,00
Febrero 92	10	9	90,00
Mayo 92	25	23	92,00
Junio 92	26	22	84,61
Septiembre 92	61	54	88,52
Octubre 92	22	16	72,72
Diciembre 92	20	20	100,00
Río Esva (Puente de Camberl)			
Febrero 91	14	1	7,14
Río Esva (Puente de Trevías)			
Febrero 91	4	0	-
Río Uorín (Brievés)			
Septiembre 92	57	43	75,43
Río Muñás (Pontigón)			
Enero 91	23	18	78,26
Marzo 91	20	10	50,00
Abril 91	10	10	100,00
Octubre 91	10	7	70,00
Noviembre 91	10	9	90,00
Noviembre 92	30	29	96,66
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	21	70,00
TOTALES	390	301	77,17

TABLA X

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Zschokkella stettinensis*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	2	11,11
Febrero 92	10	2	20,00
Mayo 92	25	5	20,00
Junio 92	26	8	30,76
Septiembre 92	61	14	22,95
Octubre 92	22	2	9,09
Diciembre 92	20	1	5,00
Río Esva (Puente de Camberl)			
Febrero 91	14	0	-
Río Esva (Puente de Trevías)			
Febrero 91	4	0	-
Río Llorín (Brievés)			
Septiembre 92	57	13	22,81
Río Muñás (Pontigón)			
Enero 91	23	0	-
Marzo 91	20	0	-
Abril 91	10	1	10,00
Octubre 91	10	2	20,00
Noviembre 91	10	3	30,00
Noviembre 92	30	7	23,33
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	7	23,33
TOTALES	390	67	17,17

RESULTADOS

TABLA XI
PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Neomyxobolus* sp.

TRAMO Y MES	Nº ANGUILLAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	0	-
Febrero 92	10	2	20,00
Mayo 92	25	1	4,00
Junio 92	26	3	11,53
Septiembre 92	61	7	11,47
Octubre 92	22	0	-
Diciembre 92	20	5	25,00
Río Esva (Puente de Camberl)			
Febrero 91	14	0	-
Río Esva (Puente de Trevías)			
Febrero 91	4	0	-
Río Llorín (Brievés)			
Septiembre 92	57	14	24,56
Río Muñás (Pontigón)			
Enero 91	23	0	-
Marzo 91	20	0	-
Abril 91	10	0	-
Octubre 91	10	0	-
Noviembre 91	10	0	-
Noviembre 92	30	1	3,33
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	9	30,00
TOTALES	390	42	10,76

TABLA XII
PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Hofereilus gilsoni*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	1	5,55
Febrero 92	10	2	20,00
Mayo 92	25	5	20,00
Junio 92	26	10	38,46
Septiembre 92	61	16	26,22
Octubre 92	22	4	18,18
Diciembre 92	20	1	5,00
Río Esva (Puente de Camberl)			
Febrero 91	14	0	-
Río Esva (Puente de Trevlas)			
Febrero 91	4	0	-
Río Llorín (Brievés)			
Septiembre 92	57	9	15,78
Río Muñás (Pontigón)			
Enero 91	23	0	-
Marzo 91	20	0	-
Abril 91	10	0	-
Octubre 91	10	2	20,00
Noviembre 91	10	0	-
Noviembre 92	30	7	23,33
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	8	26,66
TOTALES	390	65	16,66

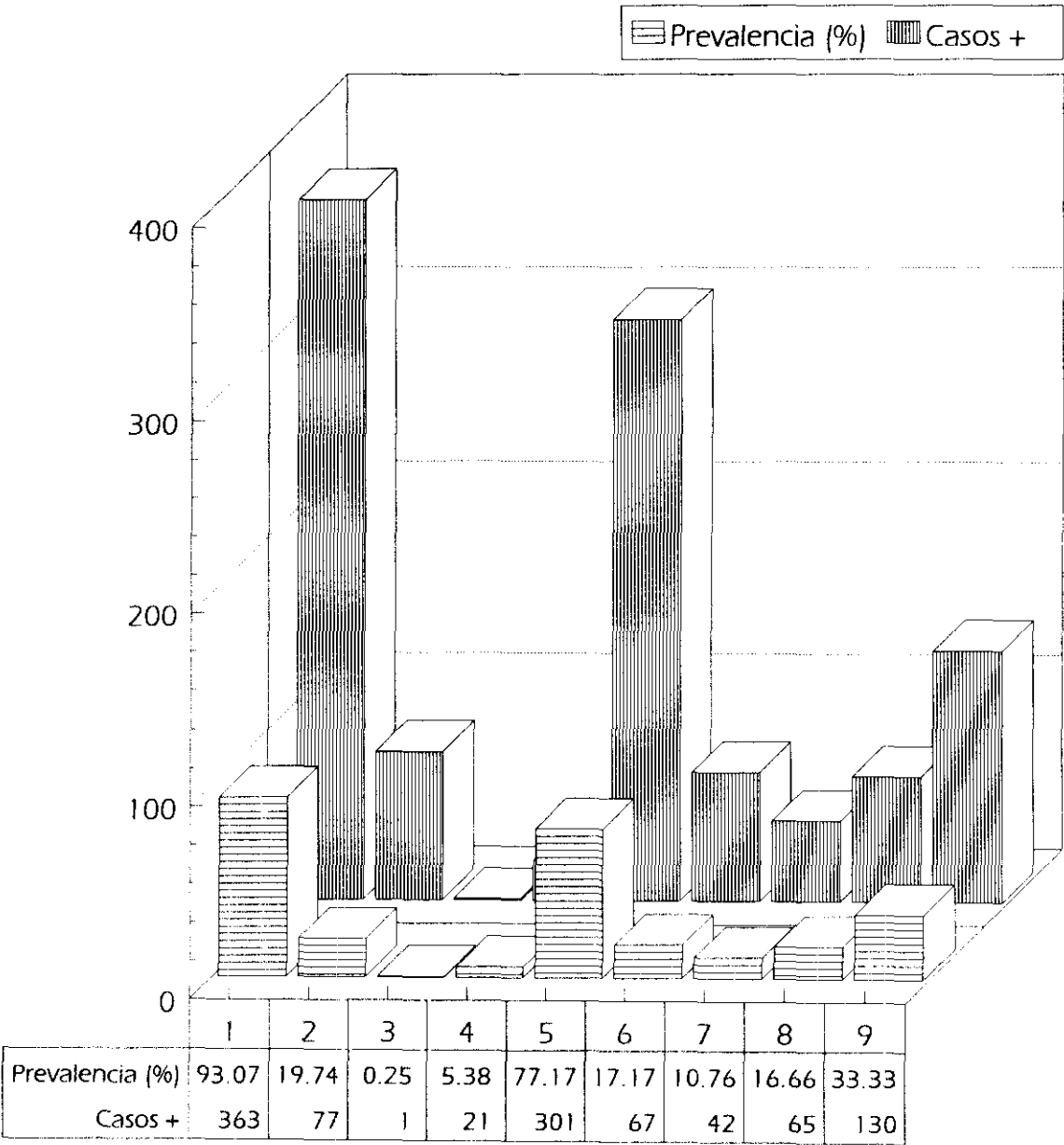
TABLA XIII

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Myxobolus kotlani*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)
Río Esva (Puente de Canero)			
Febrero 91	18	3	16,66
Febrero 92	10	2	20,00
Mayo 92	25	9	36,00
Junio 92	26	15	57,69
Septiembre 92	61	31	50,80
Octubre 92	22	7	31,81
Diciembre 92	20	16	80,00
Río Esva (Puente de Camberl)			
Febrero 91	14	0	-
Río Esva (Puente de Trevías)			
Febrero 91	4	0	-
Río Llorín (Brievés)			
Septiembre 92	57	18	31,57
Río Muñas (Pontigón)			
Enero 91	23	1	4,34
Marzo 91	20	1	3,33
Abril 91	10	0	-
Octubre 91	10	4	40,00
Noviembre 91	10	4	40,00
Noviembre 92	30	13	43,33
Río Esva (San Pedro de Paredes)			
Agosto 91	30	6	20,00
TOTALES	390	130	33,33

GRÁFICA I

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Anguilla anguilla* POR PROTOZOOS



- 1.- *Trypanosoma granulosum*
- 3.- *Octosporella* sp.
- 5.- *Myxidium giardi*
- 7.- *Neomyxobolus* sp.
- 9.- *Myxobolus kotlani*

- 2.- *Epieimeria anguillae*
- 4.- *Ichthyophthirius multifiliis*
- 6.- *Zschokkella stettinensis*
- 8.- *Hoferellus gilsoni*

4.3.2.- Características de los protozoos encontrados

4.3.2.1. *Trypanosoma granulosum* Leveran & Mesnil, 1909

Posición taxonómica

Phylum SARCOMASTIGOPHOREA Honigberg & Balamuth, 1963
Subphylum MASTIGOPHORA Diesing, 1866
Clase ZOOMASTIGOPHOREA Calkins, 1909
Orden KINETOPLASTIDA Honigberg, 1963 enmend. Vickerman, 1976
Suborden TRYPANOSOMATINA Doflein, 1911
Familia TRYPANOSOMATIDAE Doflein, 1911
Género *Trypanosoma* Gruby, 1843

Descripción

Trypanosoma pleomórfico con un cuerpo celular alargado y de forma foliácea. Membrana ondulante bien desarrollada. Presenta un flagelo que se origina en el cinetosoma posterior, pasando a lo largo del cuerpo como el borde de la membrana ondulante, y se extiende libre anteriormente. Kinetoplasto prominente de forma elongada a esférica y de posición terminal o subterminal. Núcleo ovalado y compacto cerca del extremo anterior y eventualmente en su interior muestra un nucleolo alargado. No presenta estriaciones longitudinales en el citoplasma, aunque si aparecen un número elevado de gránulos cromofílicos. Lámina III.

En las extensiones teñidas con Giemsa, los tripanosomas aparecen enrollados o en forma de "S". El núcleo aparece con una coloración rosada. El kinetoplasto se colorea de azul intenso, mientras el citoplasma se presenta indiferenciado de color violeta.

Habitat

Es un parásito hemático y extracelular.

Medidas

Como la diferencia de tamaño que aparece en los tripanosomas pleomórficos es notable y más, si cabe destacar, en el caso que nos ocupa (Fança, 1907; Bykhovskaya-

Pavlovskaya *et al.*, 1964; Eiras, 1988; Lom & Dyková, 1992), hemos adoptado, al realizar las mediciones, la idea de Eiras (1988), en la que establece tres grupos de tamaño en base a la longitud del cuerpo celular.

Según esto, hemos impuesto, también arbitrariamente, tres clases de tamaño que hemos denominado "formas jóvenes", "formas intermedias" y "formas adultas". Esta división no tiene sentido taxonómico sino práctico a la hora de hacer el estudio morfométrico. En el primer grupo hemos incluido los tripanosomas de 27-43 μm de longitud, en el segundo de 43-59 μm y en el tercero de 59-75 μm . Los resultados aparecen en las Tablas XIV, XV y XVI respectivamente.

La Tabla XVII se muestra los valores de las mediciones, en conjunto, de todos los tripomastigotes estudiados.

Por último señalar que hemos comparado, mediante tres índices (índice nuclear, flagelar y del kinetoplasto), la proporcionabilidad en la posición y longitud de algunas estructuras citológicas en las diferentes clases de tamaño del tripanosoma. Los resultados de los cálculos aparecen en la Tabla XVIII (la media aritmética se halla entre paréntesis).

TABLA XIV

MEDIDAS DE *Trypanosoma granulosum* (μm)
"formas jóvenes"

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud del cuerpo celular	27	39	32,5	5,10
Anchura máxima	2	3	2,3	0,48
Longitud membrana ondulante	25	38	31,4	5,16
Longitud del flagelo	11	25	18,0	3,85
Longitud del núcleo	2	4	3,2	0,63
Anchura del núcleo	1	3	2,0	0,47
Distancia kinetoplasto-extremo posterior	0	2	1,0	0,81
Distancia kinetoplasto-núcleo	10	22	15,0	3,62
Distancia núcleo-extremo anterior	11	24	16,5	4,32

Nº de tripomastigotes medidos: 10

TABLA XV
MEDIDAS DE *Trypanosoma granulosum* (µm)
"formas intermedias"

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud del cuerpo celular	44	56	48,9	3,95
Anchura máxima	2	2	2,0	0,00
Longitud membrana ondulante	43	54	47,6	3,74
Longitud del flagelo	15	19	16,5	1,84
Longitud del núcleo	3	5	4,1	0,73
Anchura del núcleo	2	2	2,0	0,00
Distancia kinetoplasto-extremo posterior	1	2	1,3	0,48
Distancia kinetoplasto-núcleo	17	23	19,9	1,91
Distancia núcleo-extremo anterior	23	33	27,7	3,86

Nº de tripomastigotes medidos: 10

TABLA XVI

MEDIDAS DE *Trypanosoma granulosum* (μm)
"formas adultas"

PARÁMETRO	m	M	x	σ
Longitud del cuerpo celular	59	75	66,6	6,00
Anchura máxima	2	4	3,0	0,47
Longitud membrana ondulante	58	73	63,4	5,08
Longitud del flagelo	20	29	22,0	4,18
Longitud del núcleo	3	6	4,2	0,91
Anchura del núcleo	2	2	2,0	0,00
Distancia kinetoplasto-extremo posterior	0	6	3,2	1,75
Distancia kinetoplasto-núcleo	19	34	26,0	4,02
Distancia núcleo-extremo anterior	27	49	37,4	5,68

Nº de tripomastigotes medidos: 10

TABLA XVII

MEDIDAS DE *Trypanosoma granulosum* (μm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud del cuerpo celular	27	75	49,33	14,99
Anchura máxima	2	4	2,43	0,56
Longitud membrana ondulante	25	73	47,46	14,04
Longitud del flagelo	11	29	18,83	4,08
Longitud del núcleo	2	6	3,83	0,87
Anchura del núcleo	1	3	2,00	0,26
Distancia kinetoplasto-extremo posterior	0	6	1,83	1,48
Distancia kinetoplasto-núcleo	10	34	20,30	5,58
Distancia núcleo-extremo anterior	11	49	27,20	9,79

Nº de tripomastigotes medidos: 30

TABLA XVIII

ÍNDICES CITOLÓGICOS DE *Trypanosoma granulosum*

CLASE DE TAMAÑO	I. NUCLEAR	I. FLAGELAR	I. KINETOPLASTO
"Formas jóvenes"	0,62-1,54 (1,07)	1,42-2,78 (1,87)	1,00-1,20 (1,07)
"Formas intermedias"	0,54-1,00 (0,78)	2,68-3,53 (2,98)	1,04-1,11 (1,06)
"Formas adultas"	0,53-1,40 (0,80)	2,24-4,20 (3,10)	1,00-1,20 (1,12)
Total	0,53-1,54 (0,87)	1,42-4,20 (2,65)	1,00-1,20 (1,08)

Lámina III. *Trypanosoma granulosum*

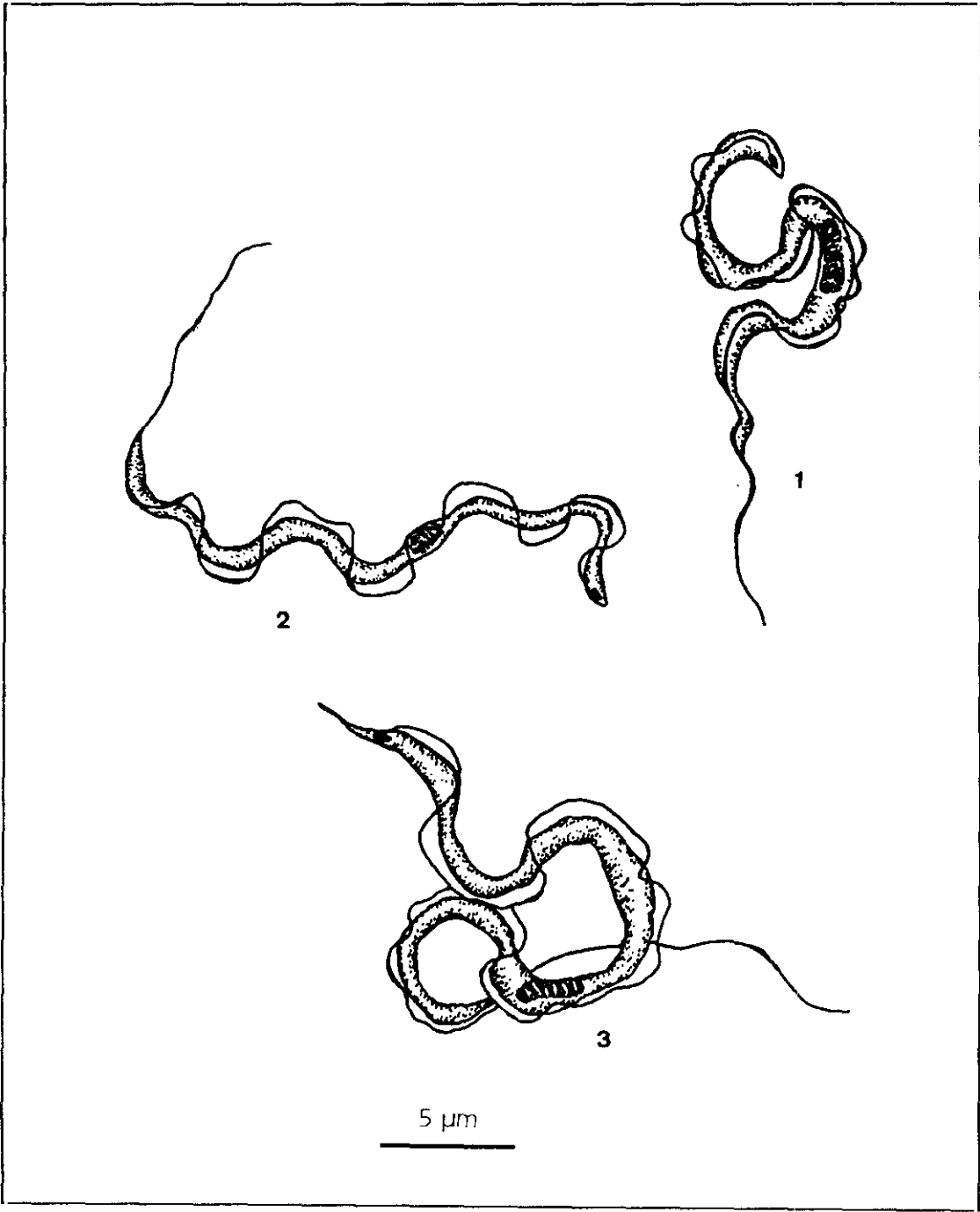
Figura 1.- "Forma joven" de tripomastigote

Figura 2.- "Forma intermedia" de tripomastigote

Figura 3.- "Forma adulta" de tripomastigote

LÁMINA III

Trypanosoma granulosum



4.3.2.2.- *Epieimeria anguillae* (Léger & Hollande, 1922) Lom & Dyková, 1981

Posición taxonómica

Phylum	APICOMPLEXA Levine, 1970
Clase	SPOROZOEIA Leuckart, 1879
Subclase	COCCIDIA Leuckart, 1879
Orden	EUCOCCIDIIDA Léger & Duboscq, 1910
Suborden	EIMERIINA Léger, 1911
Familia	EIMERIIDAE Minchin, 1903
Género	<i>Epieimeria</i> Dyková & Lom, 1981

Descripción

Los ooquistes presentan una pared fina y transparente y carecen de cuerpos vestigiales en su interior. Son de forma esférica o subesférica y contienen 4 esporocistos, cada uno de los cuales con 2 esporozoítos. La espora, además, presenta un micropilo relativamente pequeño. Los esporocistos son elipsoidales, hexagonales en sección transvesal, e internamente aparece un pequeño residuo esporocístico de aspecto globular. La pared del esporocisto muestra en posición apical un collar denominado cuerpo de Stieda. Los esporozoítos son de aspecto vermiforme, más o menos curvados. Lámina IV.

En las preparaciones pudimos apreciar estados esporogónicos en diferentes fases de maduración y en algunos de los casos visualizamos los estados merogónicos o gamogónicos.

Habitat

Los ooquistes se han localizado en raspados de la mucosa intestinal.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se realizaron sobre ooquistes en fresco o en una solución de Dicromato Potásico al 2,5%. Los resultados aparecen en la Tabla XIX.

TABLA XIX
MEDIDAS DE *Epieimeria anguillae* (µm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Ooquiste:				
Longitud	9	12	10,55	0,88
Anchura máxima	9	12	10,45	0,82
Esporocisto:				
Longitud	5	8	6,75	0,78
Anchura máxima	3	5	4,15	0,74
Esporozoito:				
Longitud	4	7	5,40	0,75
Anchura máxima	2	2	2,00	0,00

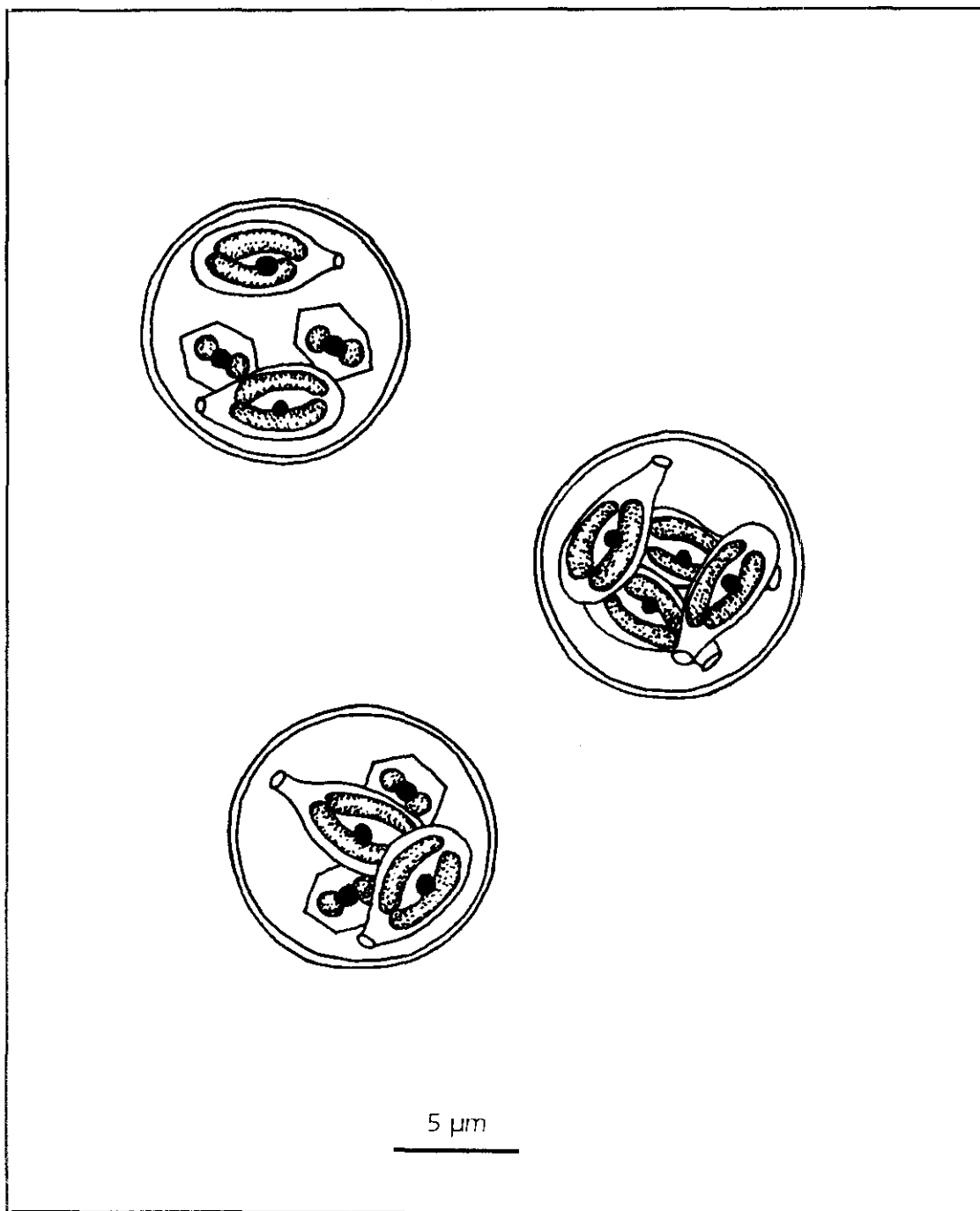
Nº de ooquistes medidos: 20

Lámina IV. *Epieimeria anguillae*

Dibujos en fresco de ooquistes maduros

LÁMINA IV

Epieimeria anguillae



4.3.2.3.- *Octosporella* sp.

Posición taxonómica

Phylum	APICOMPLEXA Levine, 1970
Clase	SPOROZOEIA Leuckart, 1879
Subclase	COCCIDIA Leuckart, 1879
Orden	EUCOCCIDIIDA Léger & Duboscq, 1910
Suborden	EIMERIINA Léger, 1911
Familia	EIMERIIDAE Minchin, 1903
Género	<i>Octosporella</i> Ray & Raghavachari, 1942

Descripción

El ooquiste presenta una pared fina y transparente, que alcanza un μm de grosor. Es de forma esférica y contiene 8 esporocistos, cada uno de los cuales con 2 esporozoítos. El diámetro del ooquiste es de 17 μm . Las esporas son elipsoidales con un tamaño de 5 x 4 μm . Los esporozoítos son de aspecto vermiforme, más o menos curvados, con una longitud de 4 μm . Lámina V.

Sólo pudimos apreciar un ooquiste maduro en una anguila perteneciente al muestreo de septiembre de 1992 en el tramo de Brieves.

Habitat

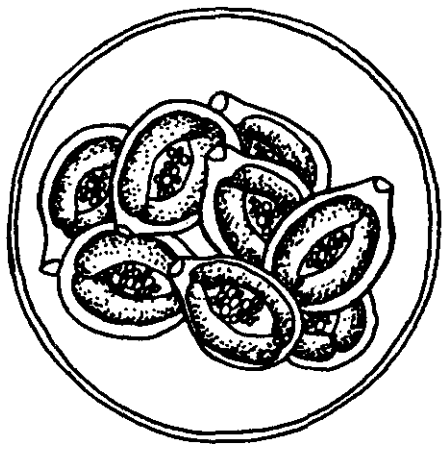
El ooquiste se ha localizado en un raspado de la mucosa rectal del intestino posterior.

Lámina V. *Octosporella* sp.

Dibujo en fresco del ooquiste maduro

LÁMINA V

Octosporella sp.



5 μ m

4.3.2.4.- *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876

Posición taxonómica

Phylum	CILIOPHORA Doflein, 1901
Clase	OLIGOHYMENOPHOREA de Puyterac <i>et al.</i> , 1974
Subclase	HYMENOSTOMATA Delage & Hérouard, 1896
Orden	HYMENOSTOMATIDA Delage & Hérouard, 1896
Suborden	OPHRYOGLENINA Canella, 1964
Familia	ICHTHYOPHTHIRIIDAE Kent, 1881
Género	<i>Ichthyophthirius</i> Fouquet, 1876

Descripción

El trofante presenta un cuerpo celular, esférico u oval, de tamaño variable. Toda la película se encuentra cubierta uniformemente de cilios, en donde la ciliatura oral aparece diferenciada de la ciliatura somática. El número de cinetias varía con el estado de desarrollo del trofante. La cavidad bucal está equipada con una membrana paraoral ondulante y tres extensiones menores denominadas membranelas. En la porción anterior y ligeramente protáctil aparece el citostoma que conduce a una citofaringe de forma tubular.

El macronúcleo tiene forma de herradura y se observa fácilmente. Junto a éste, en la parte convexa se observa, con dificultad, un micronúcleo pequeño y redondeado. El citoplasma se presenta de aspecto ligeramente granuloso por la presencia de numerosas vacuolas e inclusiones. Lámina VI.

Habitat

Se observaron estados histiófagos, trofontes, en posición subepitelial en las branquias de las anguilas parasitadas.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se realizaron sobre trofontes teñidos por el método de Giemsa-Suárez-Peregrín. Los resultados aparecen en la Tabla XX.

TABLA XX

MEDIDAS DE *Ichthyophthirius multifiliis* (μm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud máxima	107,5	347,5	217,87	66,84
Anchura máxima	105,0	287,5	203,62	60,35
Macronúcleo:				
Longitud	40,0	122,5	79,62	25,27
Anchura máxima	12,5	45,0	23,87	8,75
Diámetro del micronúcleo	4,0	6,0	4,37	0,74

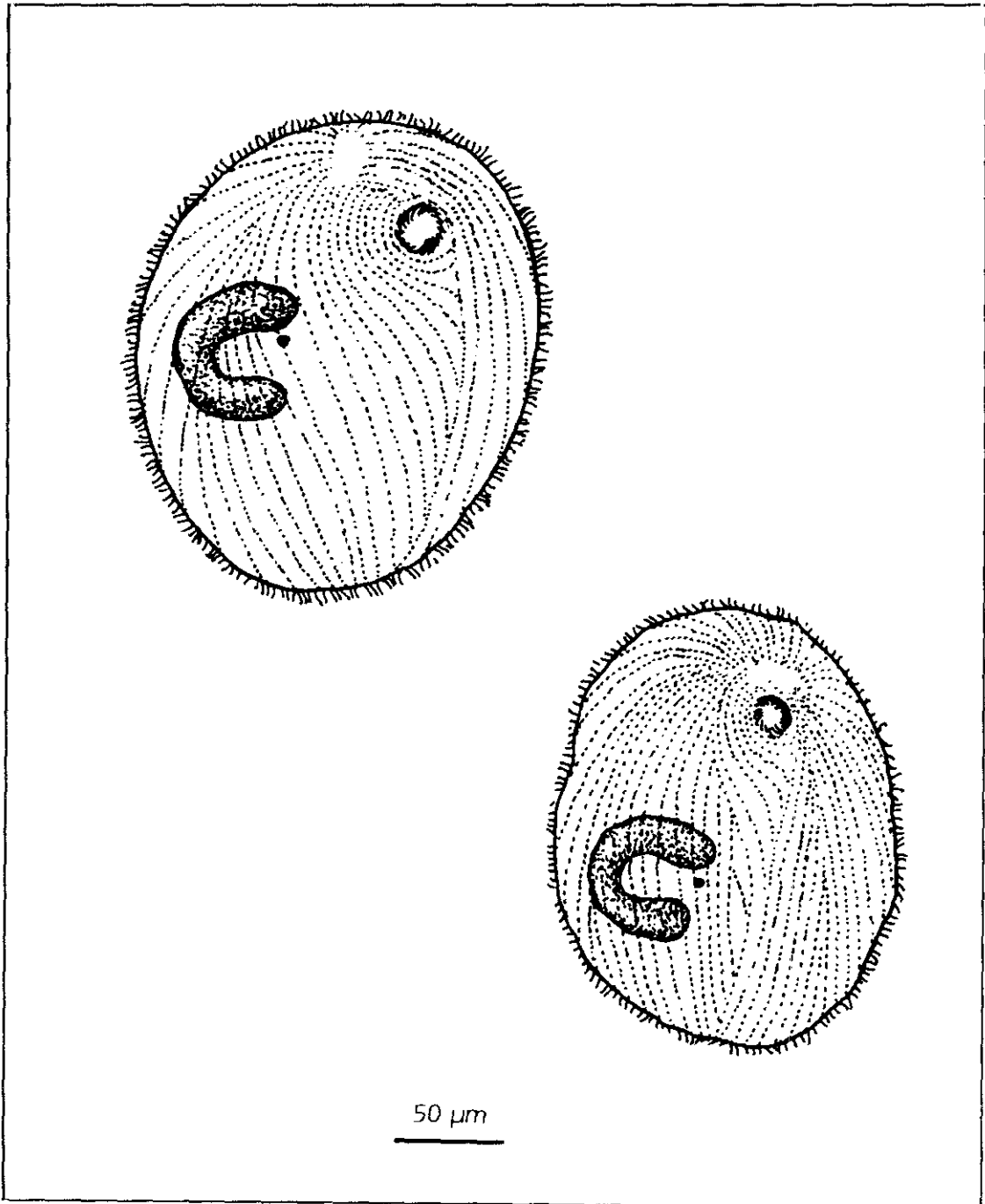
Nº de ejemplares medidos: 20

Lámina VI. *Ichthyophthirius multifiliis*

Dibujos de trofontes teñidos por el método de Giemsa-Suárez-Peregrín

LÁMINA VI

Ichthyophthirius multifiliis



RESULTADOS

4.3.2.5.- *Myxidium giardi* Cépède, 1906

Posición taxonómica

Phylum	MYXOZOA Grassé, 1970
Clase	MYXOSPOREA Bütschli, 1881
Orden	BIVALVULIDA Shulman, 1959
Suborden	VARIISPORINA Lom & Noble, 1984
Familia	MYXIDIIDAE Thélohan, 1892
Género	<i>Myxidium</i> Bütschli, 1882

Descripción

Esporas fusiformes y con simetría radial. La proporción entre la longitud y la anchura varía entre 1:0,46 y 1:0,61, con una media aritmética de 1:0,54. Valvas estriadas e iguales, con 10 a 12 estriaciones por valva, sin incluir el anillo sutural. La línea de sutura es recta, biseccionando la espora. Dos cápsulas polares, generalmente piriformes situadas en los extremos de la espora. Foramen cápsular en el plano sutural en o cerca del extremo de la espora. Filamento polar enrollado perpendicularmente al eje sutural y formando de 4 a 5 vueltas en el interior de la cápsula. Esporoplasma binucleado, en las esporas maduras, localizado entre las dos cápsulas polares. Lámina VII.

Habitat

Típicamente histozoicos, con estadios vegetativos en forma de plasmodios quísticos. Los quistes branquiales son blanquecinos, de posición intralamelar o intracapilar, de forma ovoide o esférica y con un tamaño que oscila entre 0,01 y 1 mm. También se han localizado esporas en hígado, riñón y tracto digestivo.

Excepcionalmente hemos localizado formas celozoicas en los conductos urinarios.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se realizaron sobre esporas en fresco. Los resultados aparecen en la Tabla XXI.

TABLA XXI

MEDIDAS DE *Myxidium giardi* (µm)

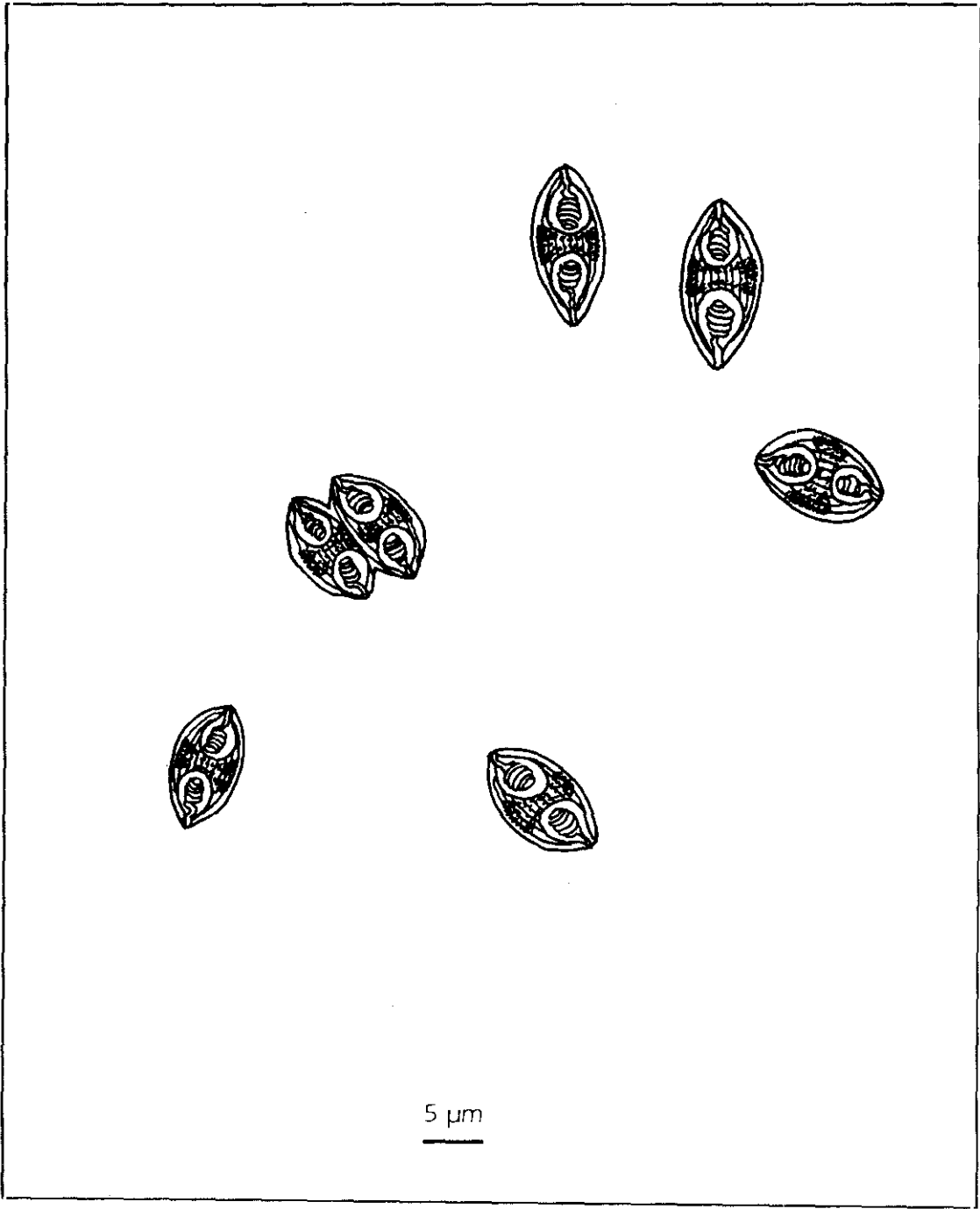
PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Espora:				
Longitud	13	16	14,70	0,86
Anchura máxima	7	9	8,05	0,68
Cápsulas polares I y II:				
Longitud	4	5	4,80	0,41
Anchura máxima	2	4	3,20	0,52

Nº de esporas medidas: 20

Lámina VII. *Myxidium giardi*

Dibujos en fresco de esporas

LÁMINA VII
Myxidium giardi



4.3.2.6.- *Zschokkella stettinensis* Wierzbicka, 1987

Posición taxonómica

Phylum	MYXOZOA Grassé, 1970
Clase	MYXOSPOREA Bütschli, 1881
Orden	BIVALVULIDA Shulman, 1959
Suborden	VARIISPORINA Lom & Noble, 1984
Familia	MYXIDIIDAE Thélohan, 1892
Género	<i>Zschokkella</i> Auerbach, 1910

Descripción

Presenta esporas fusiformes en vista sutural y ligeramente semicirculares en vista valvular, con extremos redondeados. Las dos cápsulas polares son iguales y de forma subesférica o esférica, abriéndose terminalmente en ambos extremos de la espora en direcciones opuestas. La línea sutural, bien visible, presenta una forma ligeramente sigmoidea. Acompañando a la línea de sutura pueden aparecer de 2 a 3 estriaciones rectas. El filamento polar forma de 4 a 5 vueltas en el interior de las cápsulas.

Esporoplasma binucleado, situado entre las dos cápsulas polares en las esporas maduras, ocupa principalmente la parte más convexa de la espora. El resto, sólo una banda, penetra en el espacio intercapsular. Lámina VIII.

Habitat

Los trofozoítos, en forma de plasmodios poliespóricos, son celozoicos y se localizan en los conductos urinarios de las anguilas necropsadas. A veces, se han podido observar estados esporogénicos en forma de pansporoblastos diespóricos en las preparaciones, aunque con muy baja frecuencia.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se realizaron sobre esporas teñidas por el método de Giemsa-Suárez-Peregrín. Los resultados aparecen en la Tabla XXII.

TABLA XXII

MEDIDAS DE *Zschokkella stettinensis* (µm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Espora:				
Longitud	10	12	10,90	0,44
Anchura máxima	7	8	7,70	0,47
Grosor	4	6	5,00	0,45
Cápsulas polares I y II:				
Longitud	3	4	3,05	0,22
Anchura máxima	3	4	3,05	0,22

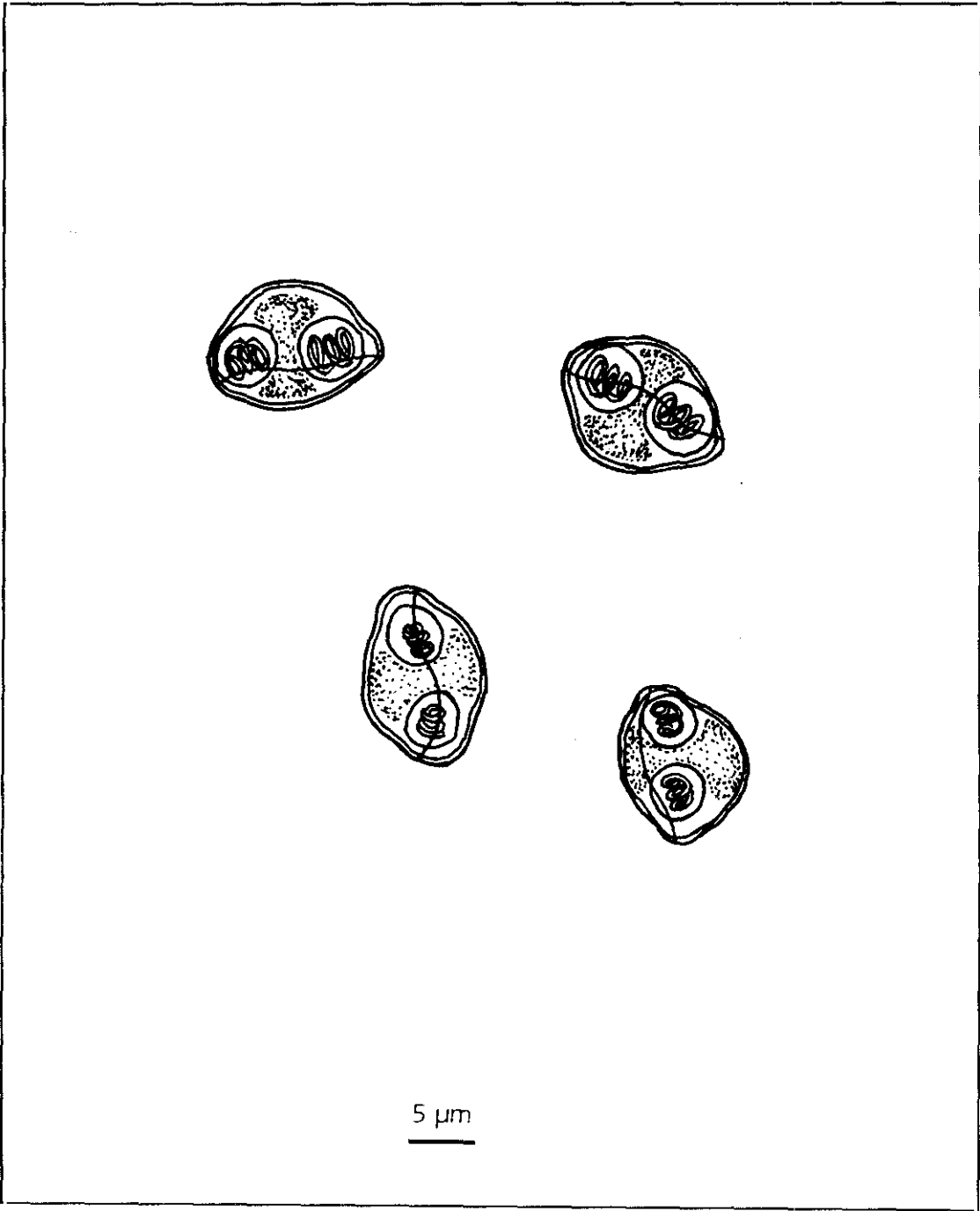
Nº de esporas medidas: 20

Lámina VIII. *Zschokkella stettinensis*

Dibujos en fresco de esporas

LÁMINA VIII

Zschokkella stettinensis



4.3.2.7.- *Neomyxobolus* sp.

Posición taxonómica

Phylum	MYXOZOA Grassé, 1970
Clase	MYXOSPOREA Bütschli, 1881
Orden	BIVALVULIDA Shulman, 1959
Suborden	VARIISPORINA Lom & Noble, 1984
Familia	ORTHOLINEIDAE Lom & Noble, 1984
Género	<i>Neomyxobolus</i> Chen & Hsieh, 1960

Descripción

Presenta esporas ovoides en vista sutural y ligeramente semicirculares en vista valvular, con extremos redondeados. Las dos cápsulas polares son iguales y de forma esférica, abriéndose subterminalmente en ambos extremos de la espora en la misma dirección. Las valvas son simétricas y divididas por una línea sutural inconspicua, que presenta una forma recta. Acompañando a la línea de sutura aparecen tres anillos, que corren paralelos a la línea sutural. Esporoplasma, situado entre las dos cápsulas polares, ocupa principalmente la parte más convexa de la espora. El resto, sólo una banda, penetra en el espacio intercapsular. Lámina IX.

Habitat

Los trofozoítos, en forma de plasmodios poliespóricos, son celozoicos y se localizan en el sistema excretor y tracto digestivo posterior de las anguillas necropsadas. A veces, se han podido observar estados esporogénicos en forma de pansporoblastos diespóricos en las preparaciones.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se realizaron sobre esporas en fresco. Los resultados aparecen en la Tabla XXIII.

TABLA XXIII
MEDIDAS DE *Neomyxobolus* sp. (μm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Espora:				
Longitud	5	6	5,57	0,51
Anchura máxima	6	7	6,20	0,40
Grosor	4	5	4,84	0,37
Cápsulas polares I y II:				
Longitud	2	2	2,00	0,00
Anchura máxima	2	2	2,00	0,00

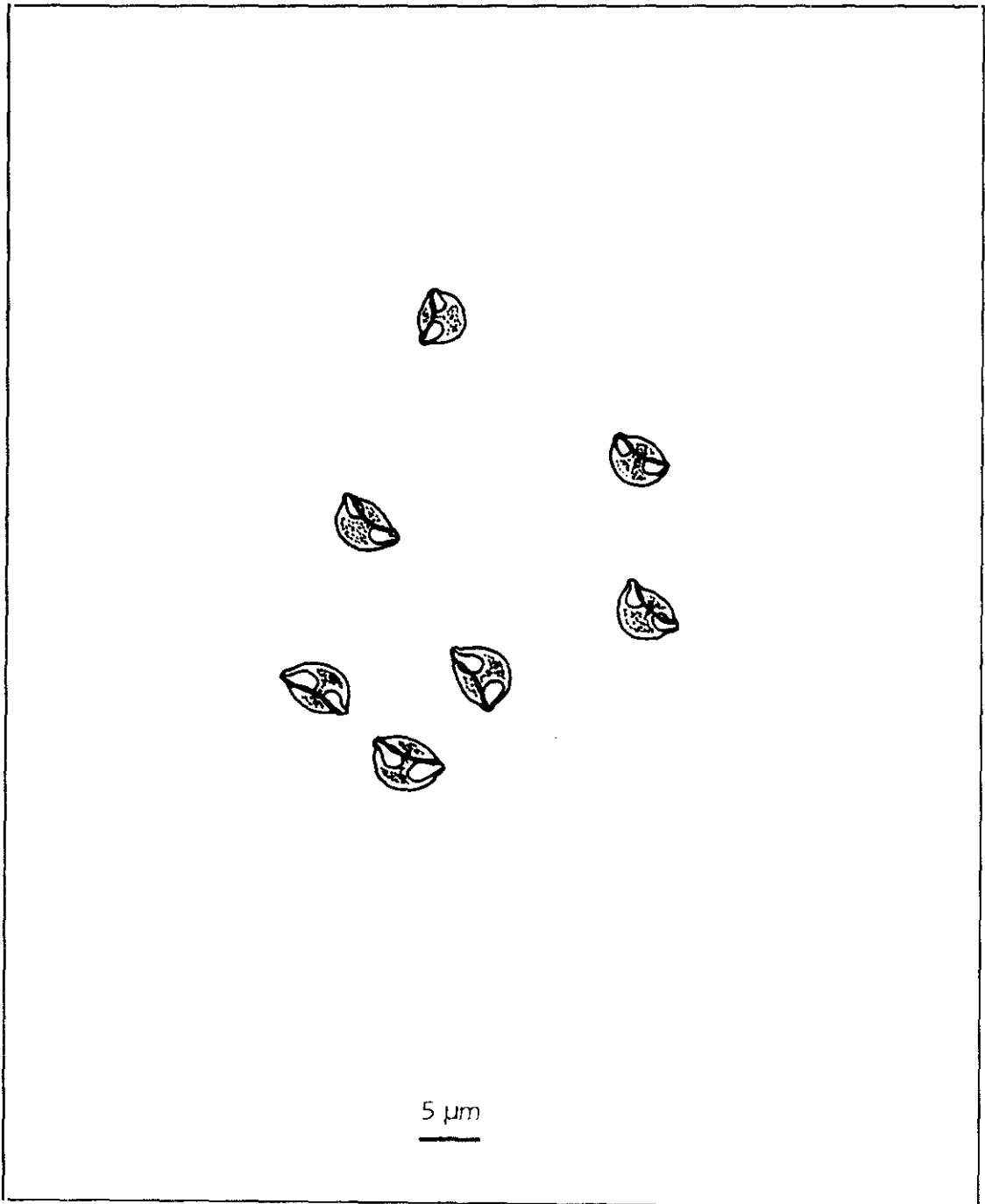
Nº de esporas medidas: 20

Lámina IX. *Neomyxobolus* sp.

Dibujos en fresco de esporas

LÁMINA IX

Neomyxobolus sp.



4.3.2.8.- *Hoferellus gilsoni* (Debaisieux, 1925) Lom, Molnár & Dyková, 1986Posición taxonómica

Phylum	MYXOZOA Grassé, 1970
Clase	MYXOSPOREA Bütschli, 1881
Orden	BIVALVULIDA Shulman, 1959
Suborden	VARIISPORINA Lom & Noble, 1984
Familia	SPHAEROSPORIDAE Davis, 1917
Género	<i>Hoferellus</i> Berg, 1898

Descripción

La forma de las esporas, en vista sutural, es piramidal redondeada con el extremo anterior estrechado y aplastadas posteriormente. La superficie se encuentra finamente estriada con 13 a 14 anillos por cada valva, que corren paralelos a la línea sutural. Además, presentan numerosas cerdas en la parte posterior, que se extienden a partir de las estriaciones valvares, en un número que oscila entre 40 y 50.

Las cápsulas polares, de aspecto piriforme e igual tamaño, se abren en el extremo anterior de la espora, sintuéndose en el plano perpendicular a la línea de sutura. En el interior de las cápsulas polares aparece un filamento polar que forma de 5 a 6 vueltas dispuestas en un ángulo de 45° respecto al eje longitudinal de la cápsula polar. El esporoplasma es binucleado y se localiza por detrás de las dos cápsulas. No presenta vacuola iodófila. Lámina X.

Habitat

Típicamente celozoicos con trofozoitos en forma de plasmodios poliespóricos en la vejiga y conductos urinarios de la anguila. En las extensiones, además, se han podido observar estados esporogénicos en forma de pansporoblastos diespóricos con elevada frecuencia.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos aparecen en la Tabla XXIV.

TABLA XXIV

MEDIDAS DE *Hoferellus gilsoni* (μm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Pansporoblasto:				
Longitud	11	20	13,70	1,86
Anchura máxima	6	8	7,00	0,56
Espora:				
Longitud	6	9	6,95	0,82
Anchura máxima	6	9	7,45	0,88
Cápsulas polares I y II:				
Longitud	2	4	3,20	0,61
Anchura máxima	2	4	2,50	0,60
Longitud de las cerdas posteriores	4	6	5,11	0,47

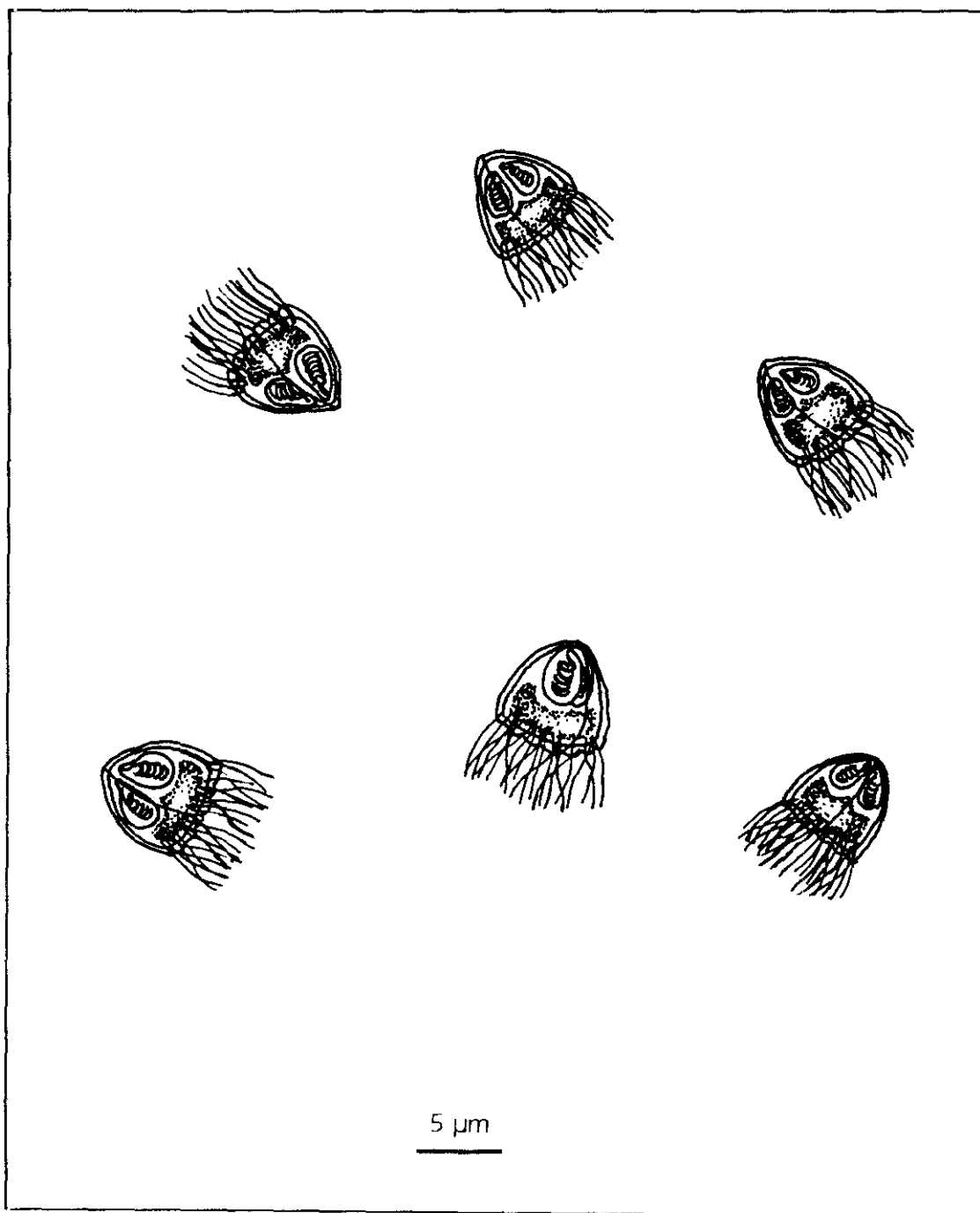
Nº de esporas medidas: 20

Lámina X. *Hoferellus gilsoni*

Dibujos en fresco de esporas

LÁMINA X

Hoferellus gilsoni



4.3.2.9.- *Myxobolus kotlani* Molnár, Lom & Malik, 1986

Posición taxonómica

Phylum	MYXOZOA Grassé, 1970
Clase	MYXOSPOREA Bütschli, 1881
Orden	BIVALVULIDA Shulman, 1959
Suborden	PLATYSPORINA Kudo, 1919
Familia	MYXOBOLIDAE Thélohan, 1892
Género	<i>Myxobolus</i> Bütschli, 1882

Descripción

Presentan esporas ovoides en vista valvular y biconvexas en vista sutural con ambos extremos igualmente redondeados. Valvas simétricas, no estriadas y con 12 marcas suturales características. Dos cápsulas polares piriformes y de igual tamaño que se disponen paralelamente, convergiendo únicamente en el extremo final de manera ligera. No aparece proceso intercapsular. El filamento polar presenta de 6 a 7 vueltas que se disponen perpendicularmente al eje longitudinal de la cápsula polar. Esporoplasma binucleado sin vacuola iodófila. No muestra envuelta mucosa ni apéndices membranosos posteriores. Lámina XI.

Habitat

Las esporas se han observado en branquias, vesícula biliar, estómago, ciego pilórico e intestino. En ninguna de las preparaciones se localizaron pansporoblastos. En algunas ocasiones se detectaron esporas anormales que presentaban cápsulas polares desiguales.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se realizaron sobre esporas teñidas por el método de Giemsa-Suárez-Peregrín. Los resultados aparecen en la Tabla XXV.

TABLA XXV
MEDIDAS DE *Myxobolus kottani* (µm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Espora:				
Longitud	9	12,8	10,48	0,94
Anchura máxima	8	10,0	8,61	0,67
Cápsulas polares:				
Longitud	4	6,0	5,05	0,37
Anchura máxima	2	5,2	2,68	0,79

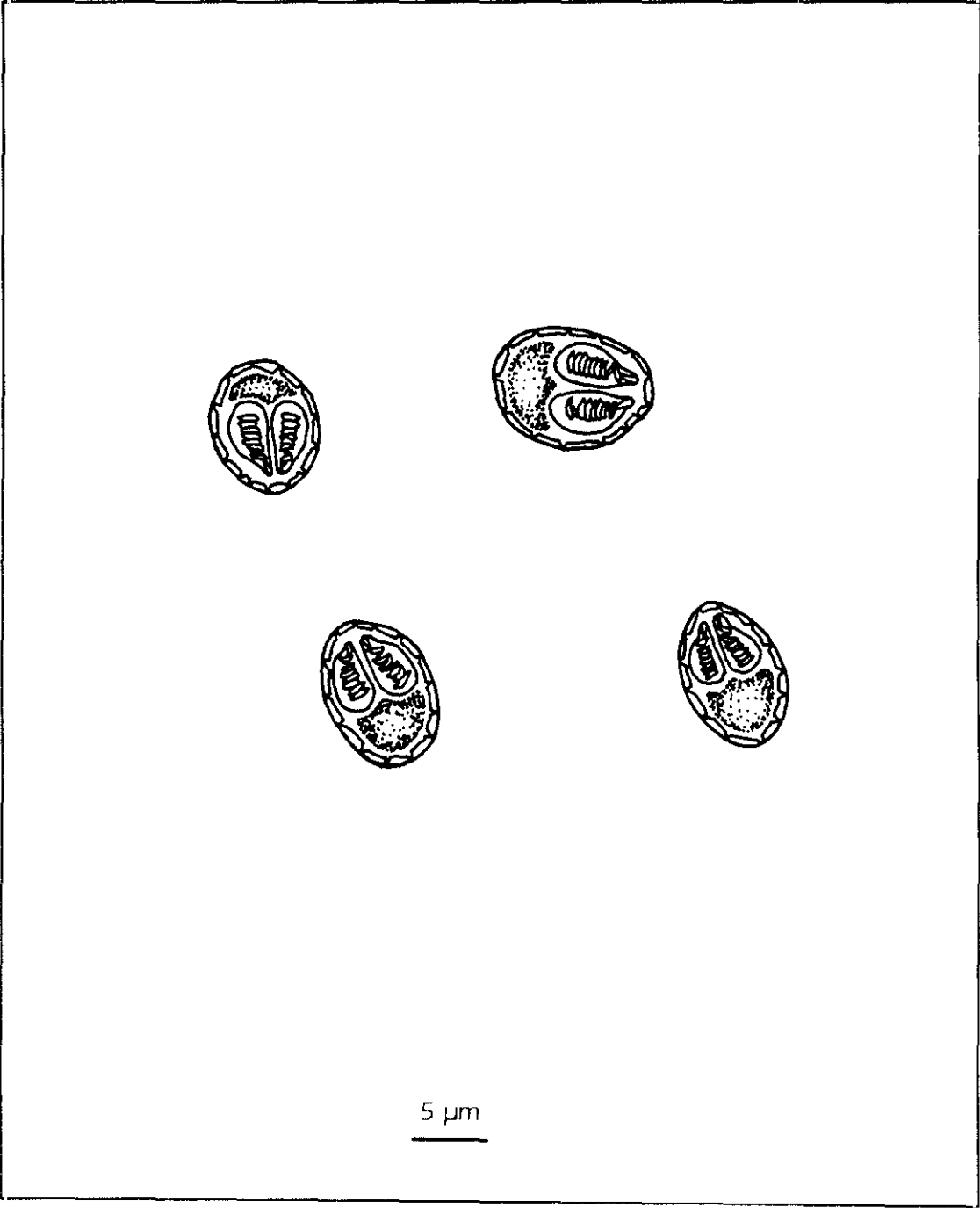
Nº de esporas medidas: 20

Lámina XI. *Myxobolus kotlani*

Dibujos en fresco de esporas

LÁMINA XI

Myxobolus kotlani



4.3.3.- Variaciones estacionales

La distribución y estacionalidad de los parásitos está influenciada en gran parte por factores climáticos. El clima afecta esta distribución, bien indirectamente, a través de factores bióticos, bien directamente, a través de factores abióticos.

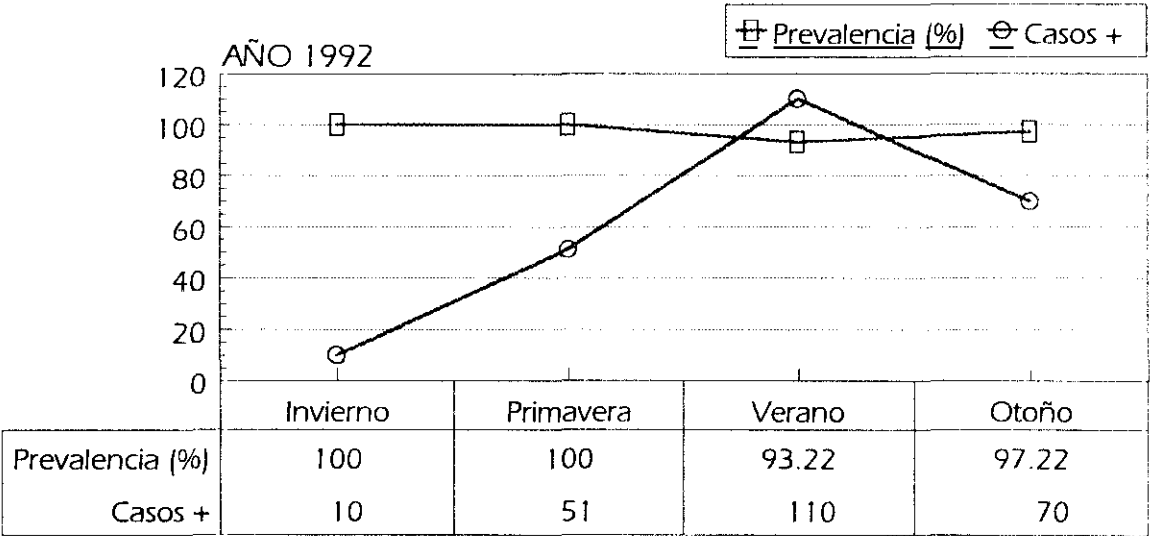
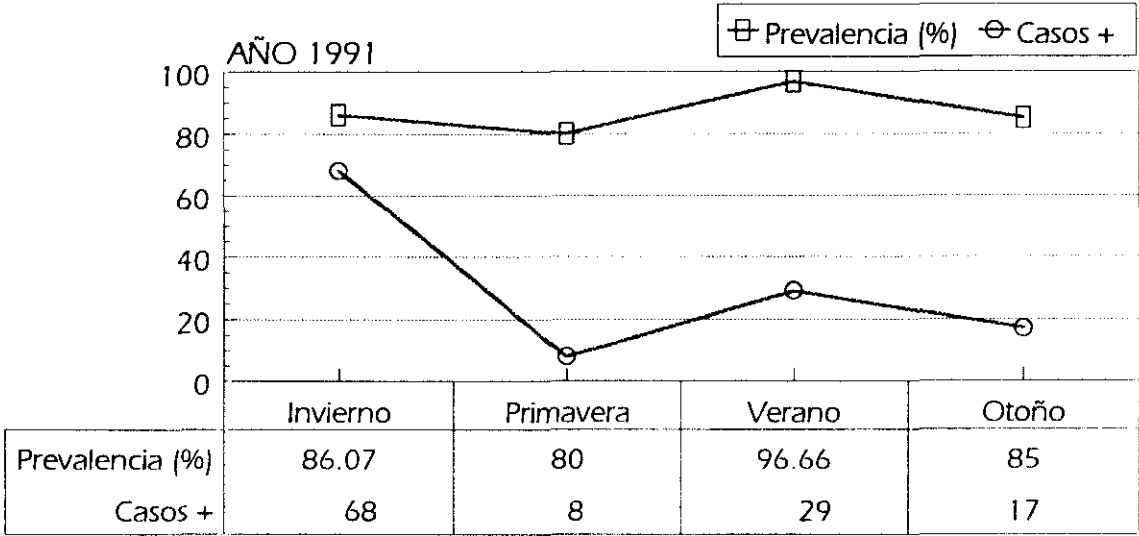
Para intentar determinar el ciclo estacional de las especies parásitas detectadas, hemos realizado un estudio por estaciones climáticas de la prevalencia y número de casos positivos para cada una de las especies de protozoos y para cada uno de los años en que fue realizado el presente estudio.

Los resultados aparecen reflejados desde la Gráfica III a la Gráfica X. Hay que hacer notar que hemos incluido en invierno los muestreos realizados entre el 21 de diciembre al 20 de marzo, en primavera los muestreos que van desde el 21 de marzo al 20 de junio, en verano los muestreos entre el 21 de junio al 20 de septiembre y en otoño los muestreos realizados entre el 21 de septiembre y el 20 de diciembre.

Por último, indicar que en el caso del protozoo *Octosporella* sp. no aparece el estudio gráfico, ya que fue observado en un único hospedador.

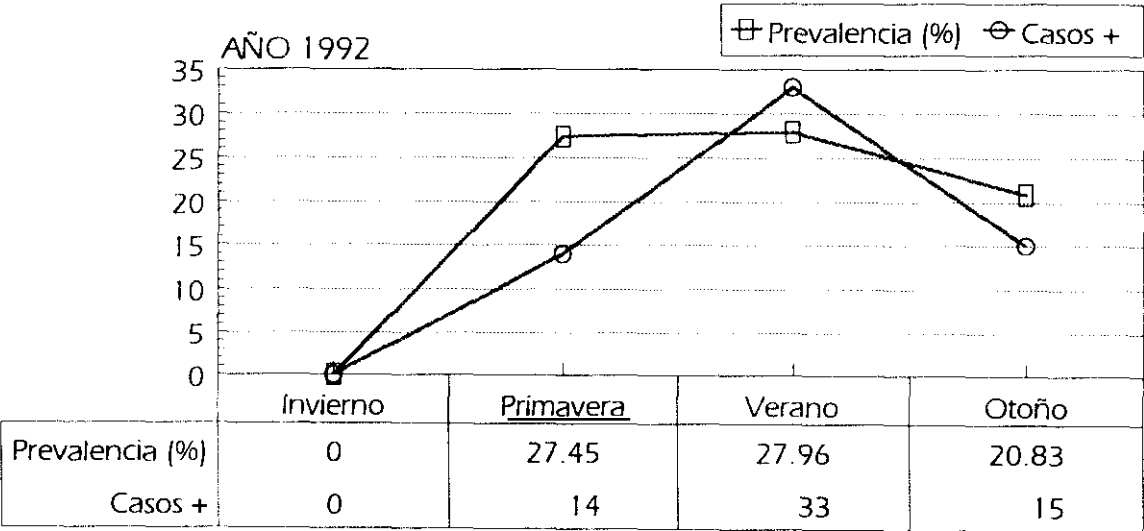
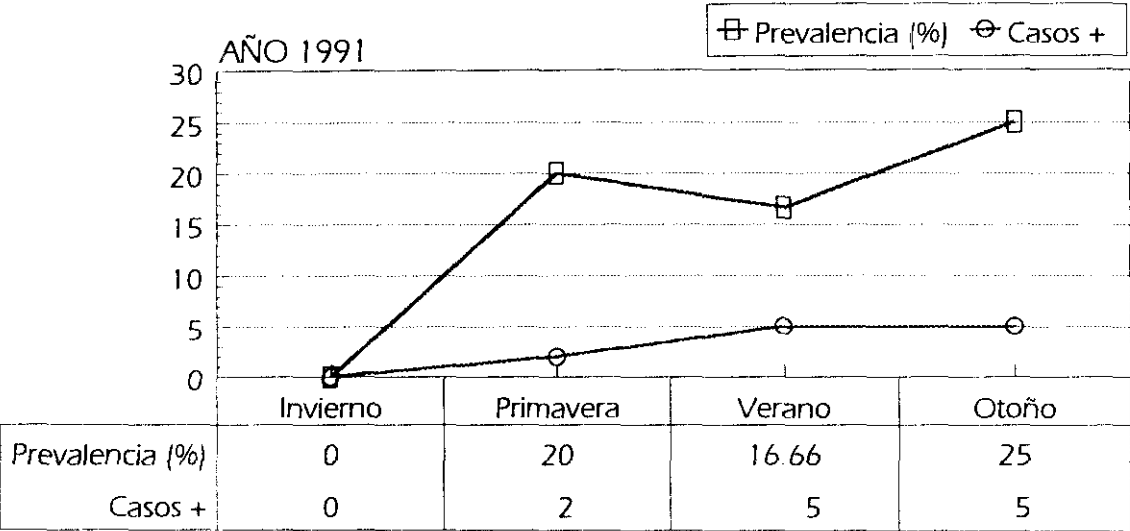
GRÁFICA III

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFECCIONES POR *Trypanosoma granulosum*



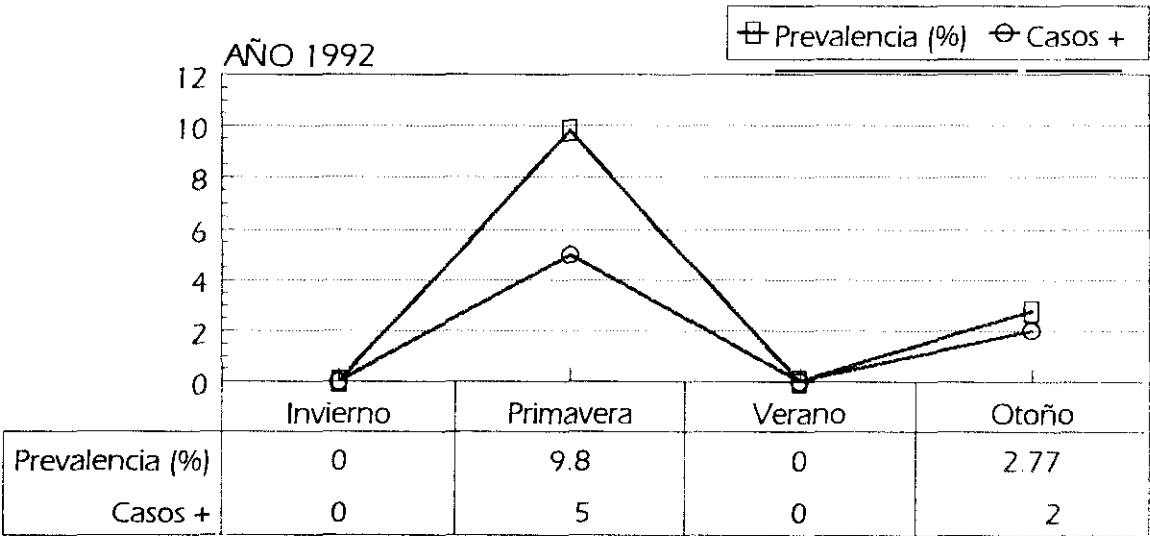
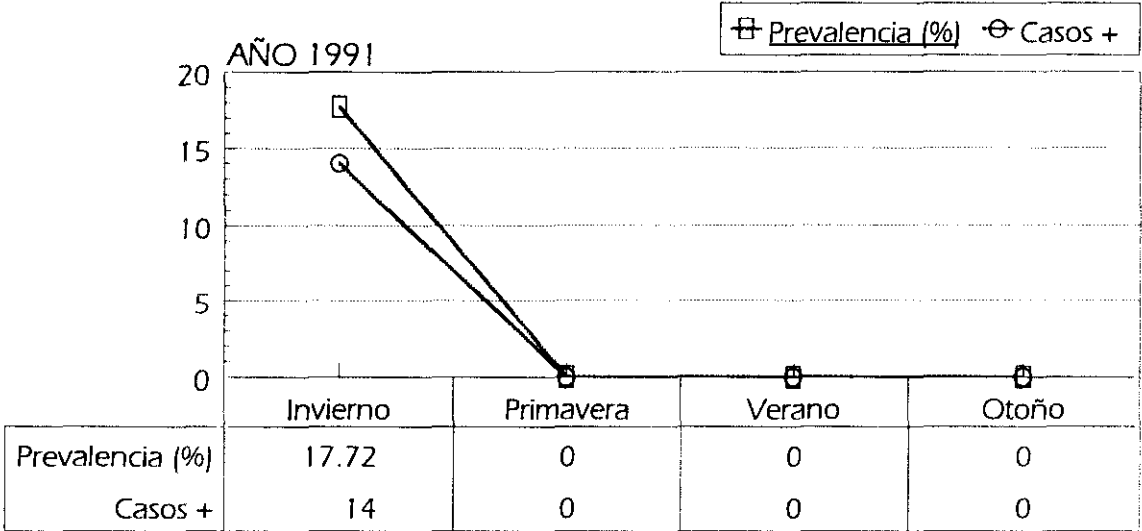
GRÁFICA IV

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFECCIONES POR *Epieimeria anguillae*



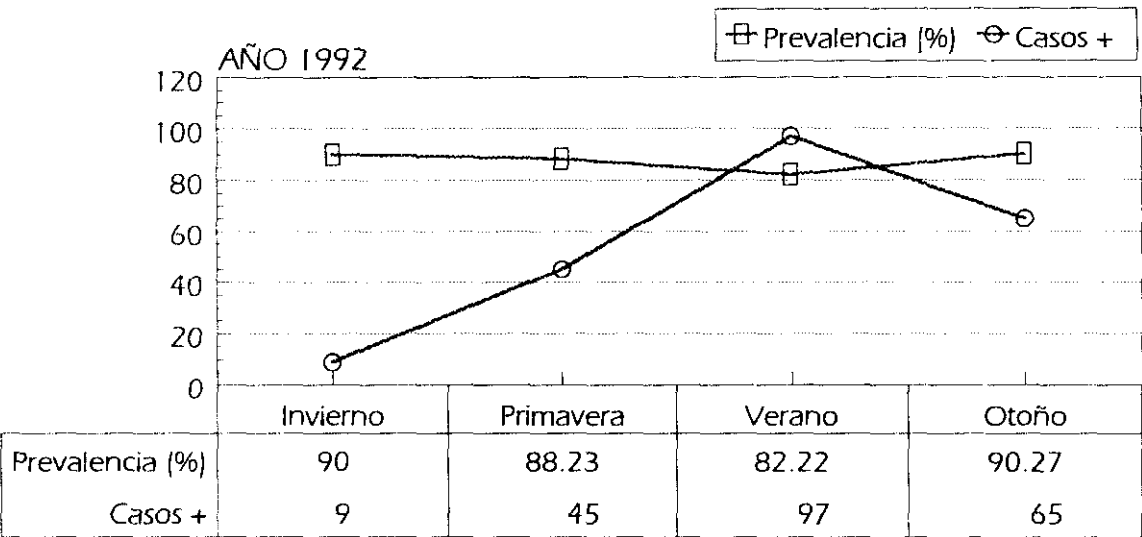
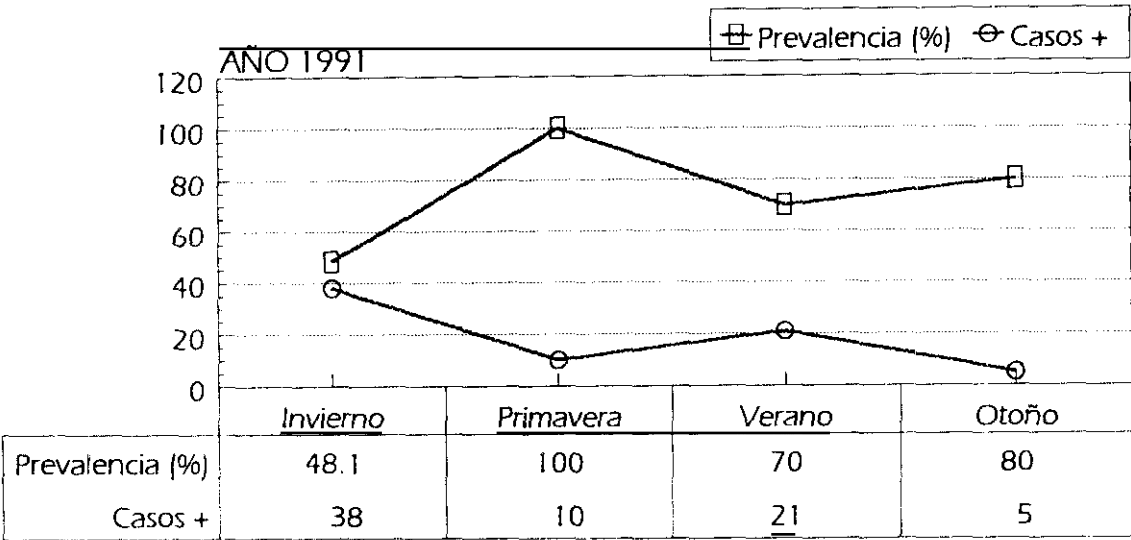
GRÁFICA V

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFECCIONES POR *Ichthyophthirius multifiliis*



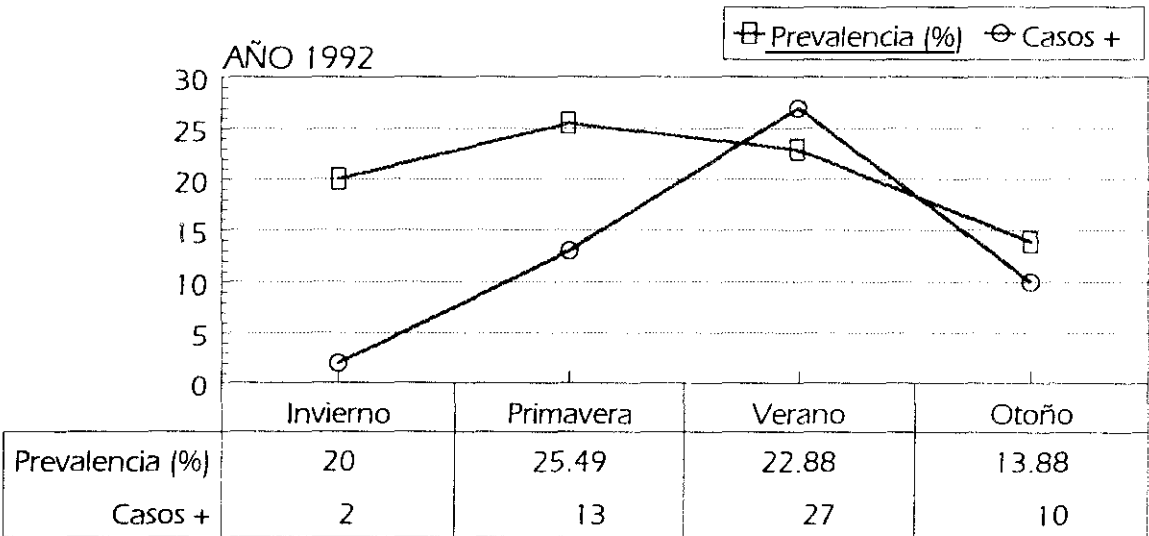
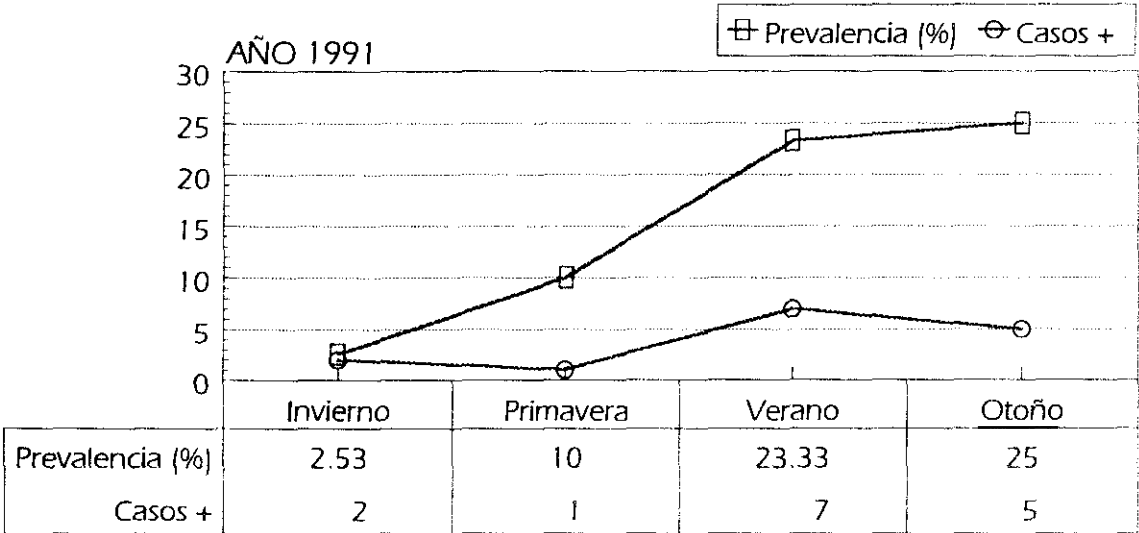
GRÁFICA VI

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFECCIONES POR *Myxidium giardi*



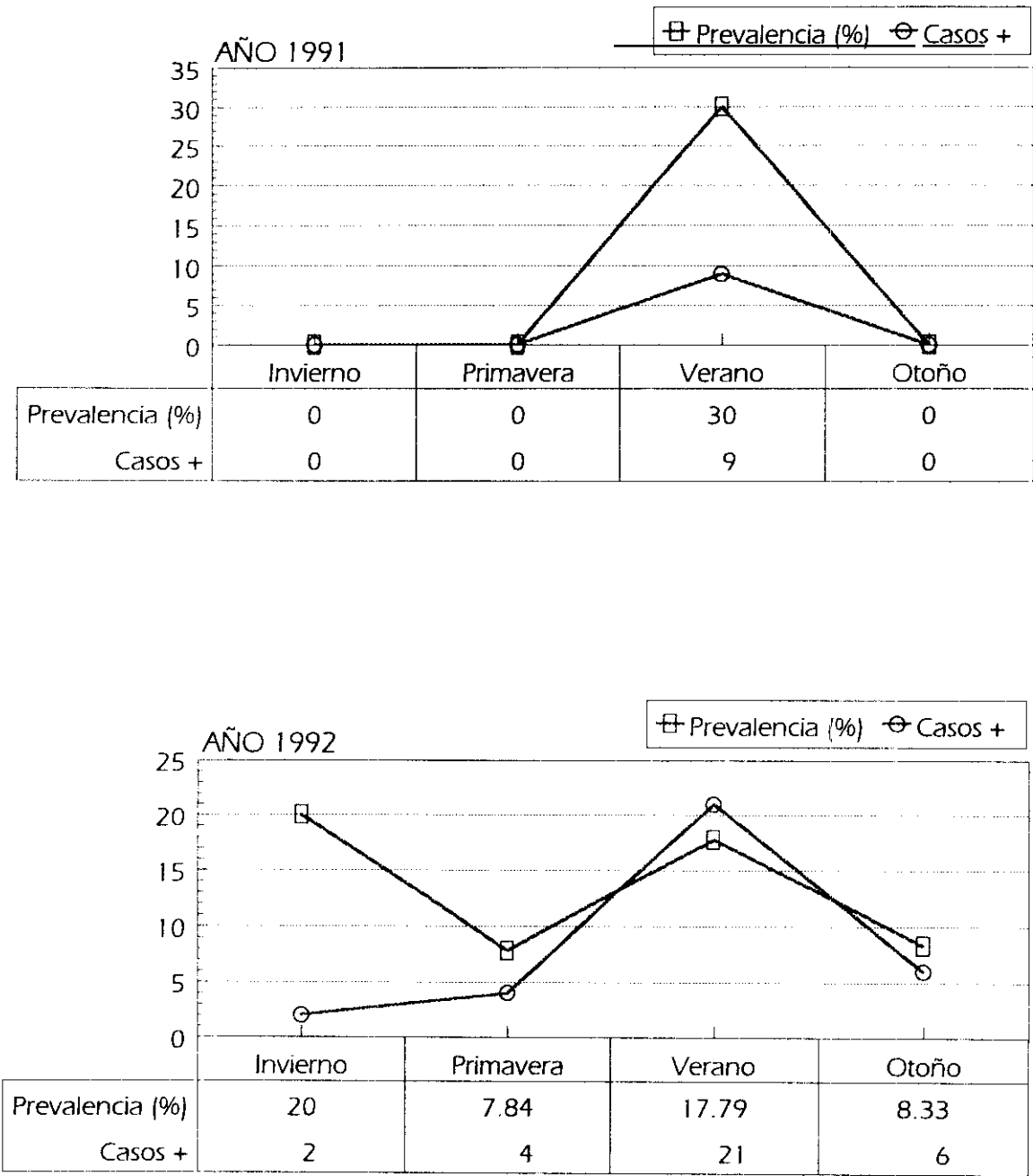
GRÁFICA VII

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFECCIONES POR *Zschokkella stettinensis*



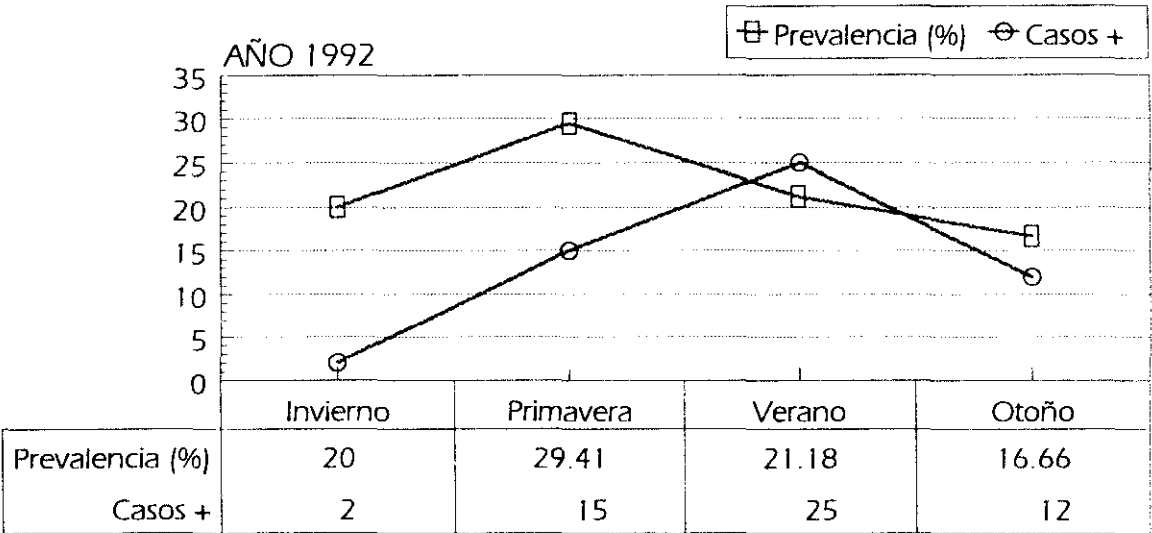
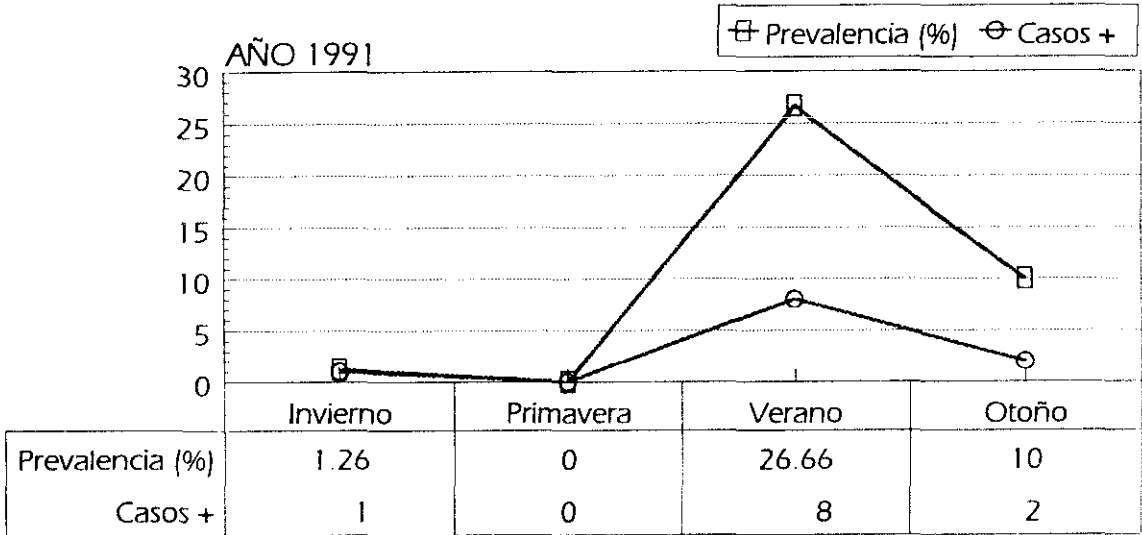
GRÁFICA VIII

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFECCIONES POR *Neomoxobolus* sp.



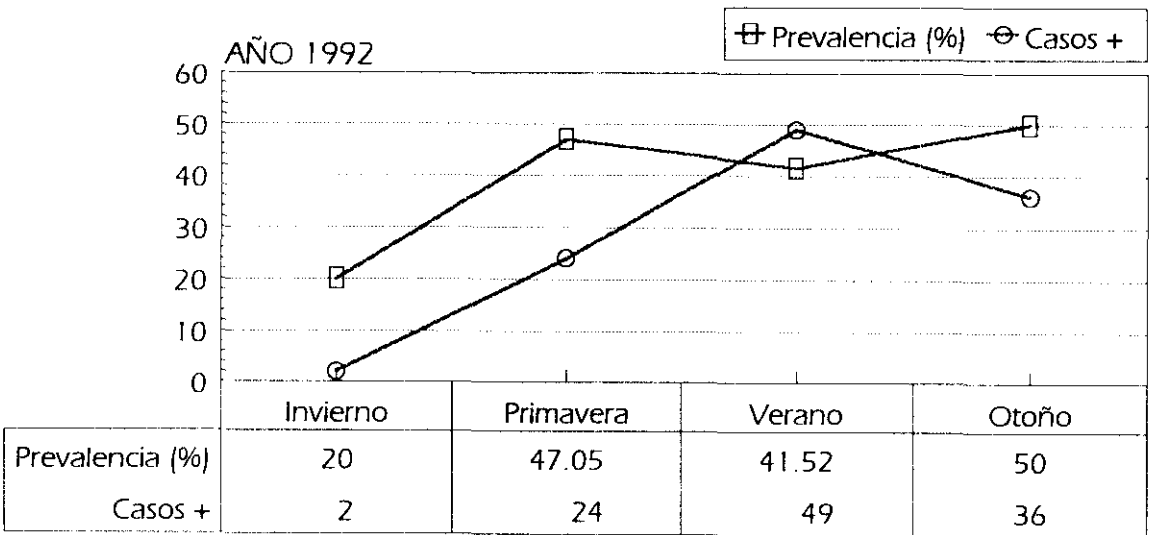
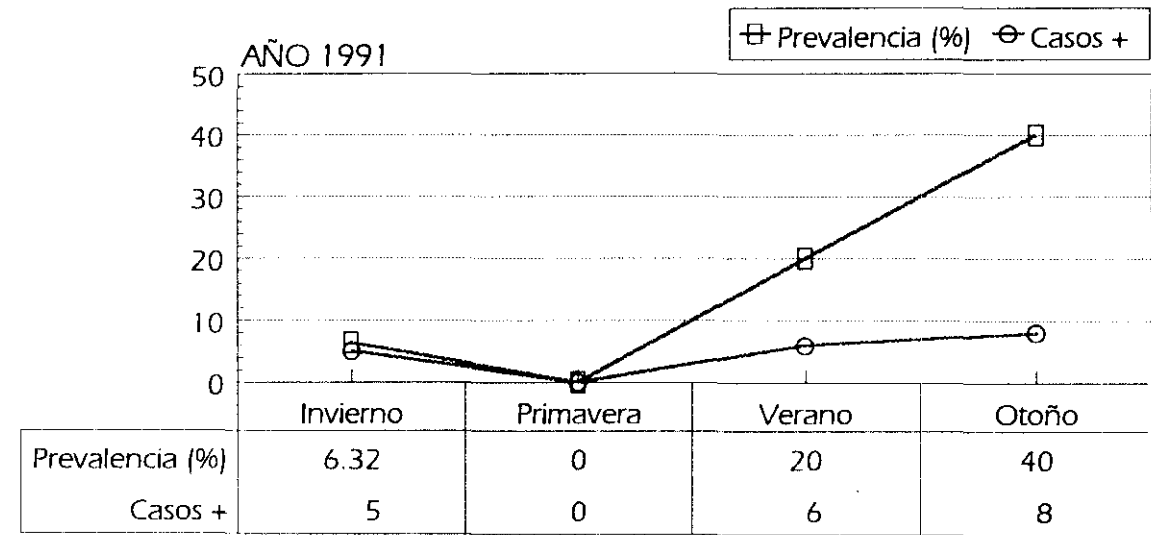
GRÁFICA IX

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFECCIONES POR *Hoferellus gilsoni*



GRÁFICA X

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFECCIONES POR *Myxobolus kotlani*



4.4.- RESULTADOS DE PLATELMINTOS

4.4.1.- Distribución y porcentajes

El estudio helmintológico de 390 ejemplares de *Anguilla anguilla*, procedentes de la cuenca del río Esva, ha llevado a la identificación de 2 especies de platelmintos: el monogenea *Pseudodactylogyrus anguillae* y el cestodo *Bothriocephalus claviceps*.

Presentaban una parasitación por platelmintos 71 ejemplares, lo cual representa una prevalencia global del 18,2%.

En las Tablas XXVI y XXVII se analiza detalladamente el número de hospedadores recogidos en cada localidad, así como los que resultaron positivos a platelmintos y sus parámetros parasitológicos (prevalencia e intensidad de infestación). Hay que destacar que para la intensidad de infestación, en las tablas se proporciona el rango entre paréntesis, la media aritmética y la desviación típica.

En la Gráfica XI, en diagrama de barras verticales, se muestra la prevalencia, la intensidad media de parasitación y el número de casos positivos para cada especie de platelminto.

En la Gráfica XII, en diagrama de sectores, se representa la distribución por especies de platelmintos. Entre paréntesis aparece el número total de vermes recogidos.

TABLA XXVI

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Pseudodactylogyrus anguillae*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)	INTENSIDAD DE INFESTACIÓN (Rango) $\bar{x} \pm \sigma$
Río Esva (Puente de Canero)				
Febrero 91	18	9	50,00	(1-34) 10,55±9,75
Febrero 92	10	2	20,00	(17-36) 26,5±9,5
Mayo 92	25	2	8,00	(1-4) 2,5±1,5
Junio 92	26	4	15,38	(1-24) 9,5±8,84
Septiembre 92	61	16	26,22	(1-54) 17,43±17,26
Octubre 92	22	4	18,18	(1-12) 6,5±3,9
Diciembre 92	20	3	15,00	(1-13) 9,33±5,9
Río Esva (Puente de Camberl)				
Febrero 91	14	0	-	-
Río Esva (Puente de Trevías)				
Febrero 91	4	0	-	-
Río Llorín (Brievés)				
Septiembre 92	57	5	8,77	(1-35) 12,8±11,97
Río Muñás (Pontigón)				
Enero 91	23	2	8,69	(4-7) 5,5±1,5
Marzo 91	20	6	30,00	(3-15) 8,83±3,93
Abril 91	10	2	20,00	(3-4) 3,5±0,5
Octubre 91	10	0	-	-
Noviembre 91	10	1	10,00	(1) 1
Noviembre 92	30	2	6,66	(1-2) 1,5±0,5
Río Esva (San Pedro de Paredes)				
Agosto 91	30	4	13,33	(2-14) 4±4,43
TOTALES	390	62	15,89	(1-54) 11,29±12,09

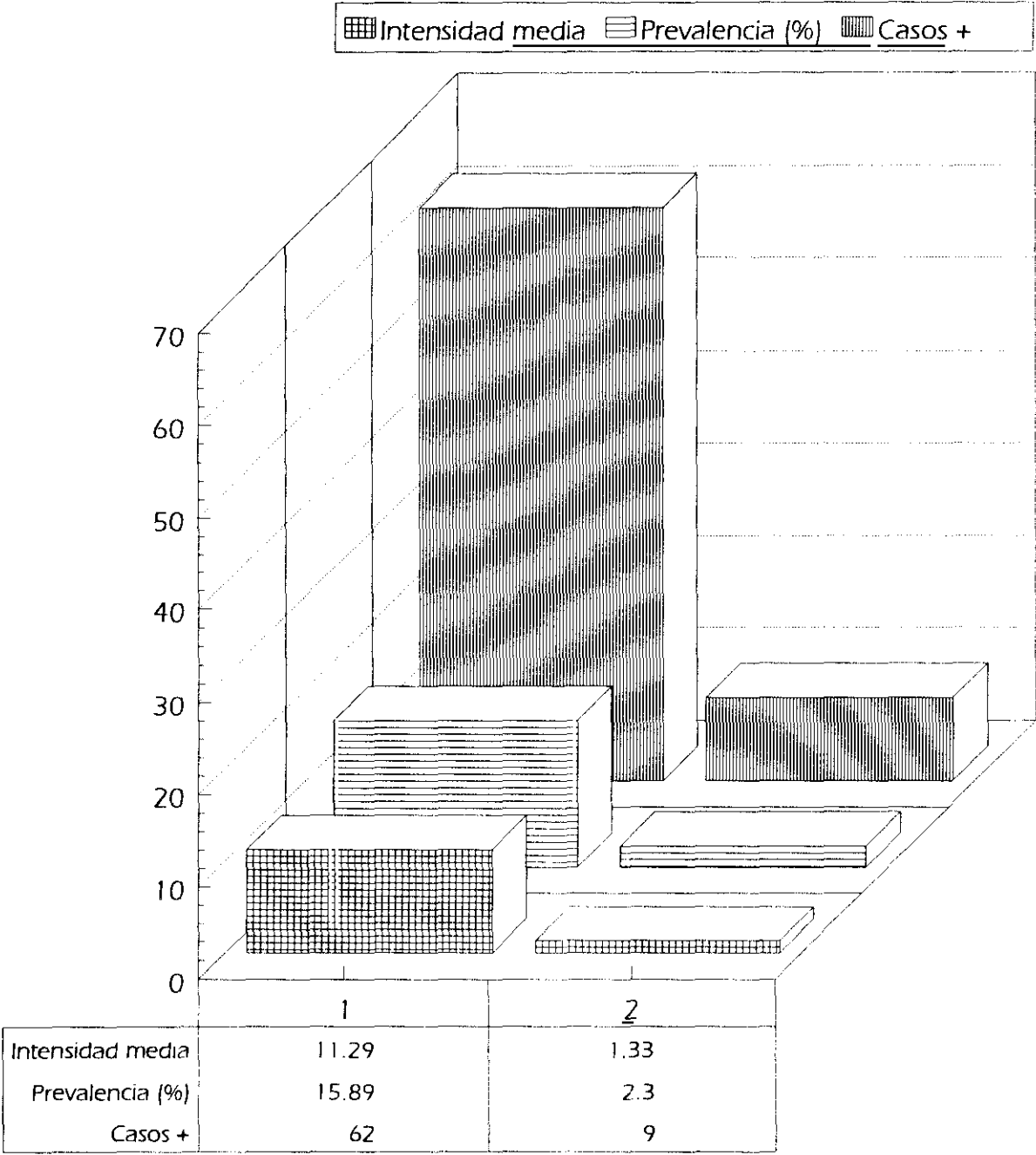
TABLA XXVII

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Bothriocephalus claviceps*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)	INTENSIDAD DE INFESTACIÓN (Rango) $\bar{x} \pm \sigma$
Río Esva (Puente de Canero)				
Febrero 91	18	0	-	-
Febrero 92	10	0	-	-
Mayo 92	25	0	-	-
Junio 92	26	1	3,84	(1) 1
Septiembre 92	61	1	1,63	(1) 1
Octubre 92	22	2	9,09	(1) 1
Diciembre 92	20	1	5,00	(1) 1
Río Esva (Puente de Camberl)				
Febrero 91	14	1	7,14	(2) 2
Río Esva (Puente de Trevías)				
Febrero 91	4	0	-	-
Río Llorín (Brievés)				
Septiembre 92	57	2	3,50	(1-3) 2±1
Río Muñás (Pontigón)				
Enero 91	23	0	-	-
Marzo 91	20	0	-	-
Abril 91	10	0	-	-
Octubre 91	10	0	-	-
Noviembre 91	10	0	-	-
Noviembre 92	30	1	3,33	(1) 1
Río Esva (San Pedro de Paredes)				
Agosto 91	30	0	-	-
TOTALES	390	9	2,30	(1-3) 1,33±0,66

GRÁFICA XI

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Anguilla anguilla* POR PLATELMINTOS

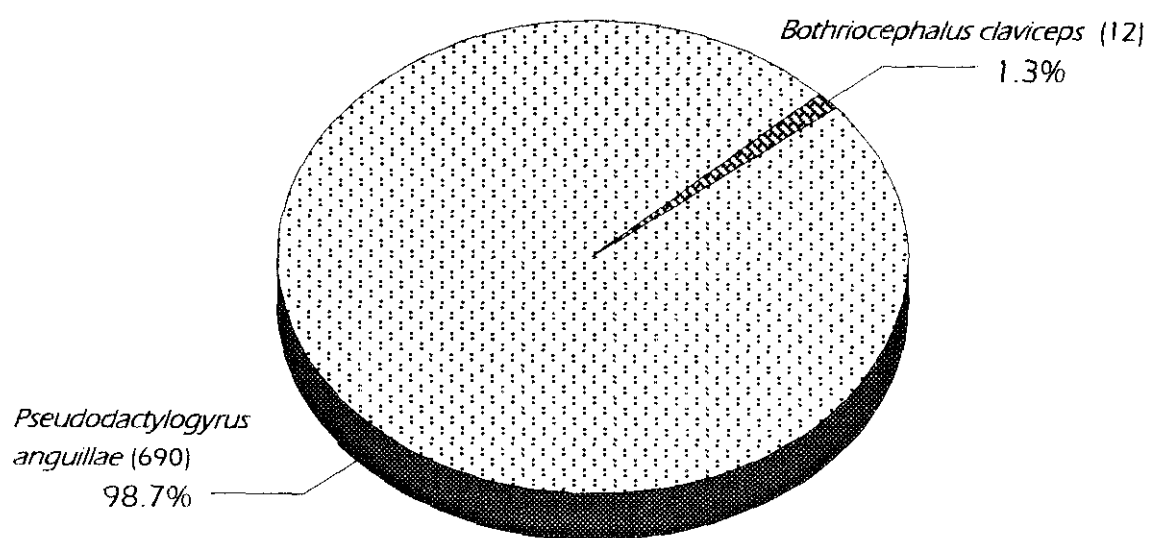


1.- *Pseudodactylogyrus anguillae*

2.- *Bothriocephalus claviceps*

GRÁFICA XII

DISTRIBUCIÓN POR ESPECIES DE PLATELMINTOS



4.4.2.- Características de las especies de platelmintos encontrados

4.4.2.1.- *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin & Sproston, 1948) Gussev, 1965

Posición taxonómica

Phylum	PLATHELMINTHES Gegenbaur, 1859
Clase	MONOGENOIDEA Bykhovsky, 1937
Orden	MONOPISTHOCOTYLEA Odhner, 1912
Superfamilia	DACTYLOGYROIDEA Yamaguti, 1963
Familia	PSEUDODACTYLOROGYRIDAE Le Brun, Lambert & Justine, 1986
Género	<i>Pseudodactylogyrus</i> Gussev, 1965

Descripción

a) Morfología general

Vermes de tamaño pequeño, de color blanquecino, que raramente exceden de 1 mm de longitud, sin segmentar, aplanados dorsoventralmente y con simetría bilateral.

En el prohaptor aparecen dos pares de manchas oculares que se sitúan anterodorsalmente a la posición de la faringe. Por encima, en la parte superior, se encuentran dos pares de lóbulos no prominentes, divididos a su vez en tres pares situados a cada lado.

La apertura bucal se sitúa anterior y terminalmente a la faringe siendo de forma elipsoidal. El esófago es corto y rodeado por células glandulares. Los ciegos intestinales son simples y anastomosados en la parte posterior del cuerpo.

El opisthaptor presenta unos *hamuli* finos y alargados situados ventralmente en el centro y conectados por la raíz a un músculo longitudinal. Otro músculo transversal une los dos *hamuli*. De la raíz del *hamulus* parte la porción llamada base, que termina en el tramo curvo en donde comienza el dardo, el cual es fino y puntiagudo. La barra conectiva transversal presenta unos ensanchamientos en ambos extremos y se sitúa ventralmente a los *hamuli*. Los siete pares de ganchos marginales son idénticos en tamaño y forma, y no muestran en su estructura la pieza R.

Existen glándulas cementantes en la parte posterior del cuerpo que se abren dentro de la cara ventral del opisthaptor.

b) Sistema reproductor masculino

Presentan un único testículo de forma ovoide situado justo debajo del ovario y siempre de menor tamaño. El vaso eferente comienza en la parte superior de la gonada y continua dorsalmente junto al ciego intestinal izquierdo, fusionándose con el conducto eyaculador. Este conducto se une a un aparato copulador esclerotizado complicado, que gira hacia abajo dilatándose y formando la vesícula seminal.

Las glándulas prostáticas están bien desarrolladas y situadas entre los dos ciegos intestinales. El reservorio prostático se encuentra en la base del cirro. El cirro es un tubo fino rodeado de músculos y en forma de embudo en la base. El accesorio del cirro es de forma simple y posee una ranura desde la punta hasta la base.

c) Sistema reproductor femenino

El ovario único es ovalado y está en posición anterior al testículo en la mitad del cuerpo. El oviducto comienza delante del ovario y conecta con el receptáculo seminal. El ootipo está separado por la pared del receptáculo.

El útero es corto y se dirige hacia el poro genital en posición ventral cerca de la bifurcación intestinal.

La vagina se abre en el margen derecho del verme y presenta una armadura esclerotizada en su apertura. Las glándulas vitelógenas son profusas y se extienden desde el nivel del esófago hasta la conexión intestinal, a lo largo de cada lado del cuerpo.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XII.

Habitat

Se localizan fijados por el opisthaptor a los filamentos y laminillas branquiales de la anguila produciendo en numerosas ocasiones hemorragias y reacciones hiperplásicas en el epitelio branquial.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se realizaron sobre ejemplares montados en Lactofenol-Azul de Algodón. Hay que hacer notar, en referencia a las medidas del *hamulus*, que éstas se corresponden a las utilizadas en el estudio morfológico de las especies del género *Pseudodactylogyrus* por Ogawa & Egusa (1976). Posteriormente han sido usadas por diferentes autores (Chung *et al.*, 1984; Lambert *et al.*, 1984; Ogawa *et al.*, 1985; Le Brun *et al.*, 1986; Buchmann *et al.*, 1987a, b; Saraiva, 1994). Los resultados aparecen reflejados en la Tabla XXVIII.

RESULTADOS

TABLA XXVIII

MEDIDAS DE *Pseudodactylogyrus anguillae* (μm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	495,0	1105,0	748,20	182,43
Anchura máxima	110,0	305,0	184,80	48,03
Longitud del aparato copulador	52,5	130,0	86,50	18,07
Vagina:				
Longitud	12,5	22,5	17,30	2,78
Anchura máxima	5,0	15,0	9,75	3,42
Testículo:				
Longitud	47,5	155,0	66,30	21,95
Anchura máxima	25,0	75,0	43,10	11,30
Ovario:				
Longitud	40,0	120,0	82,80	23,24
Anchura máxima	35,0	120,0	62,50	22,45
Hamulus:				
a	62,5	132,5	98,85	23,13
b	75,0	105,0	86,77	10,28
c	67,5	102,5	79,58	9,60
d	7,5	15,0	10,10	2,80
e	50,0	72,5	61,71	8,64
f	30,0	52,5	41,25	6,03
g	30,0	57,5	42,08	7,92
Barra transversal:				
Longitud	45,0	90,0	62,23	13,15
Anchura máxima	10,0	20,0	12,93	3,16
Ganchos marginales par I al VII:				
Longitud	15,0	20,0	16,95	1,49
Mango	7,5	12,5	9,34	1,54

Nº de ejemplares medidos: 25

Lámina XII. *Pseudodactylogyrus anguillae*

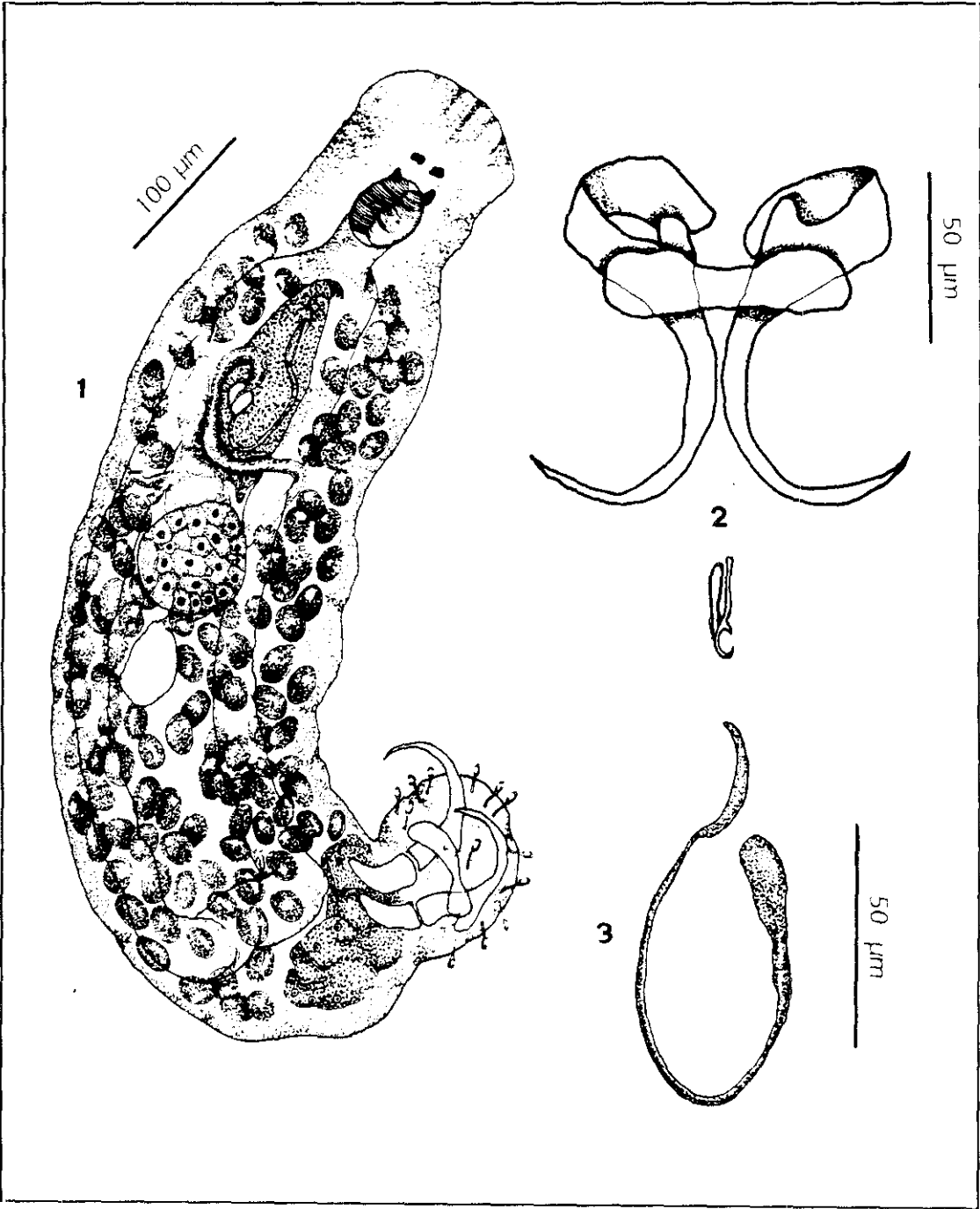
Figura 1.- Vista general

Figura 2.- Piezas esclerotizadas del opisthaptor

Figura 3.- Aparato copulador

LÁMINA XII

Pseudodactylogyrus anguillae



4.4.2.2.- *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782) Rudolphi, 1808

Posición taxonómica

Phylum	PLATHELMINTHES Gegenbaur, 1859
Clase	CESTOIDEA Rudolphi, 1808
Subclase	EUCESTODA Southwell, 1930
Orden	PSEUDOPHYLLIDEA Carus, 1863
Familia	BOTHIOCEPHALIDAE Blanchard, 1849
Género	<i>Bothriocephalus</i> Rudolphi, 1808

Descripción

a) Morfología general

Pseudofilídeos de tamaño mediano, con el cuerpo largo, estrecho y deprimido dorsoventralmente. Generalmente son opacos y de color blanco aunque, en ocasiones, sobre todo si se observan en vivo, se aprecia una ligera coloración pardo-amarillenta.

El escólex, alargado y sin ganchos, está provisto de dos hendiduras longitudinales o botrios que terminan en un disco apical. Un canal corre lateralmente por toda la longitud del escólex, dividiéndolo en dos áreas, una ventral y otra dorsal. Carecen de cuello. La segmentación comienza inmediatamente después del escólex. Los segmentos siguientes a éste son de pequeño tamaño, pero a medida que se aleja de él, aumentan en longitud y anchura. Los proglótides son del tipo acraspedota.

El estróbilo de tamaño variable, presenta una división externa diferenciada, en la que puede presentarse un pseudometamerismo incompleto en muchos de los proglótides.

El sistema excretor está constituido por una serie de canales longitudinales, situados en el parénquima medular cerca de la región testicular o lateralmente a ella.

b) Sistema reproductor masculino

Los testículos, que aparecen en un número variable entre 50 y 80, se disponen en dos campos laterales longitudinales en el parénquima medular. Éstos se comunican a través de

vasos eferentes a un único conducto deferente común, cuya porción distal se ensancha para formar una vesícula seminal antes de penetrar en la bolsa del cirro.

La bolsa de cirro, de paredes musculares bien definidas, tiene forma piriforme y se orienta perpendicularmente a la superficie dorsal del estróbilo. En su interior aparece un cirro evaginable a través del gonoporo masculino. Es de naturaleza muscular, largo e inerme.

c) Sistema reproductor femenino

El ovario es bilobulado y unido por un ancho istmo. Presenta un oviducto que conecta con la vagina previamente y con el conducto vitelínico posteriormente. La situación del ovario es ventral al margen posterior de los proglótides.

La vagina se abre en el atrio genital que comparte con el aparato reproductor masculino, para comunicar al exterior mediante un poro genital localizado dorsalmente. El útero presenta plegamientos hacia el margen anterior del proglótide, donde se abre a través de un tocostoma musculoso desprovisto de esfínter.

Los folículos vitelínicos están distribuidos en el parénquima cortical, dorsal y ventralmente, y se conectan mediante un conducto común, que se fusiona en el centro del estróbilo, para formar un único conducto que se dilata en el reservorio vitelínico. Este reservorio se abre a través de un pequeño conducto dentro de la parte distal del oviducto.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XIII.

Habitat

Todos los ejemplares de *Bothriocephalus claviceps* ha sido localizados en el intestino anterior de las anguilas necropsadas. En algunas ocasiones invadían parte del intestino posterior debido, sobretodo, a la longitud del cestodo.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se han efectuado sobre ejemplares teñidos con carmín clorhídrico alcohólico. El material estudiado se reduce a 6 ejemplares completos. Los resultados aparecen reflejados en la Tabla XXIX.

TABLA XXIX
MEDIDAS DE *Bothriocephalus claviceps* (µm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total (mm)	16,3	36,9	24,17	7,12
Anchura máxima	515,1	1353,4	1017,05	286,23
Escólex:				
Longitud	476,0	717,1	536,62	101,86
Anchura máxima	264,0	323,2	282,44	23,54
Proglótides:				
Inmaduros				
Longitud	90,9	121,2	109,10	11,32
Anchura máxima	205,0	353,5	249,41	63,59
Maduros				
Longitud	212,1	315,0	276,68	42,09
Anchura máxima	510,0	1025,0	812,16	230,91
Grávidos				
Longitud	313,0	575,5	417,83	138,99
Anchura máxima	994,0	1353,4	1125,86	197,87
Botrios:				
Longitud	260,0	305,0	273,01	18,23
Anchura máxima	55,0	70,0	58,50	6,51
Diámetro de los testículos	45,0	52,5	48,75	3,06
Ovario:				
Longitud	56,0	105,0	82,12	18,61
Anchura máxima	36,0	70,0	56,5	16,60
Bolsa del cirro:				
Longitud	105,0	132,5	122,5	15,20
Anchura máxima	77,5	85,0	80,83	3,81
Diámetro de las glándulas vitelógenas	46,0	60,0	50,20	5,66
Huevo:				
Longitud	50,0	62,5	56,25	4,67
Anchura máxima	35	37,5	35,51	1,02

Nº de ejemplares medidos: 6

Lámina XIII. *Bothriocephalus claviceps*

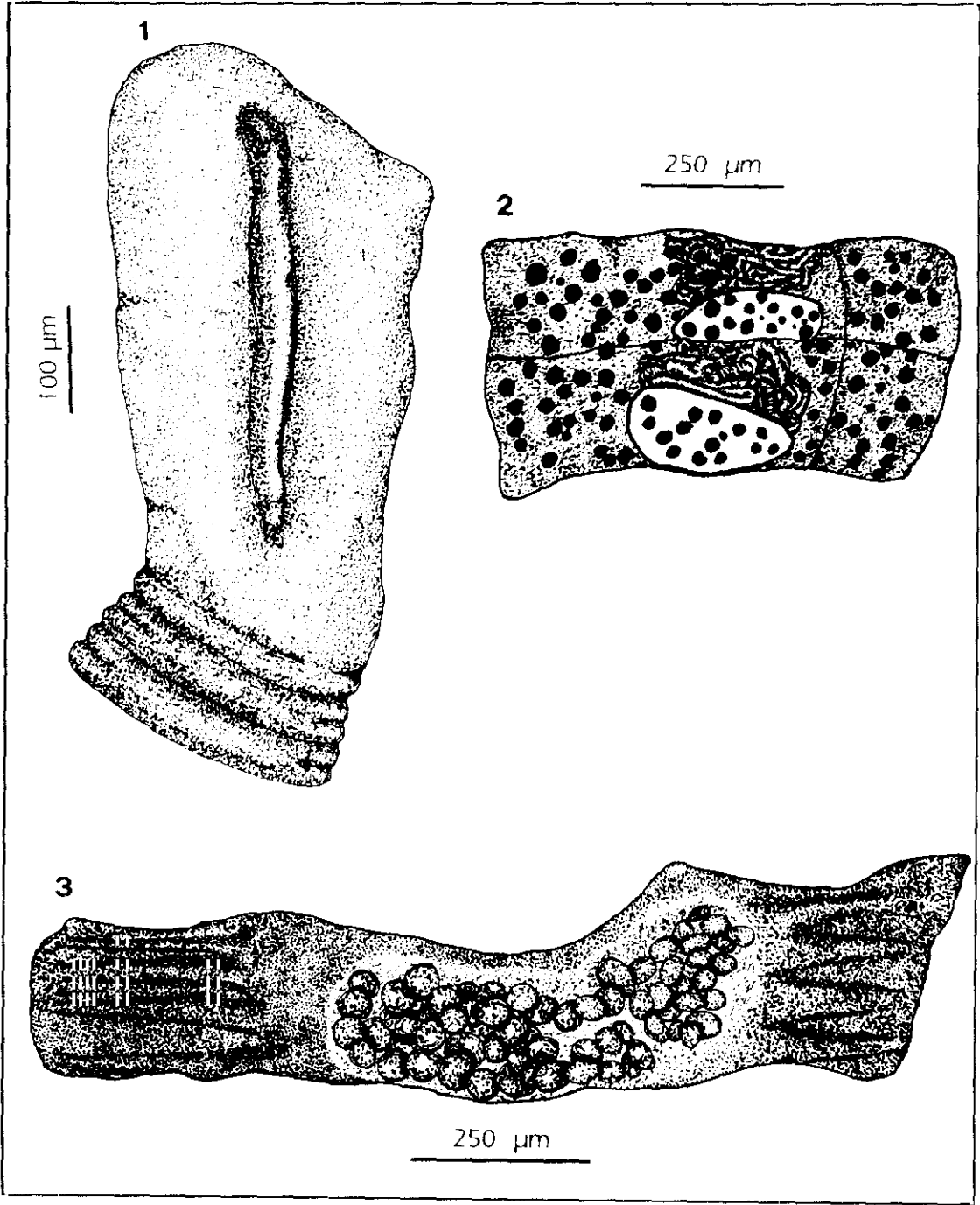
Figura 1.- Escólex

Figura 2.- Proglótide inmadura

Figura 3.- Proglótide grávida

LÁMINA XIII

Bothriocephalus claviceps



4.4.3.- Variaciones estacionales

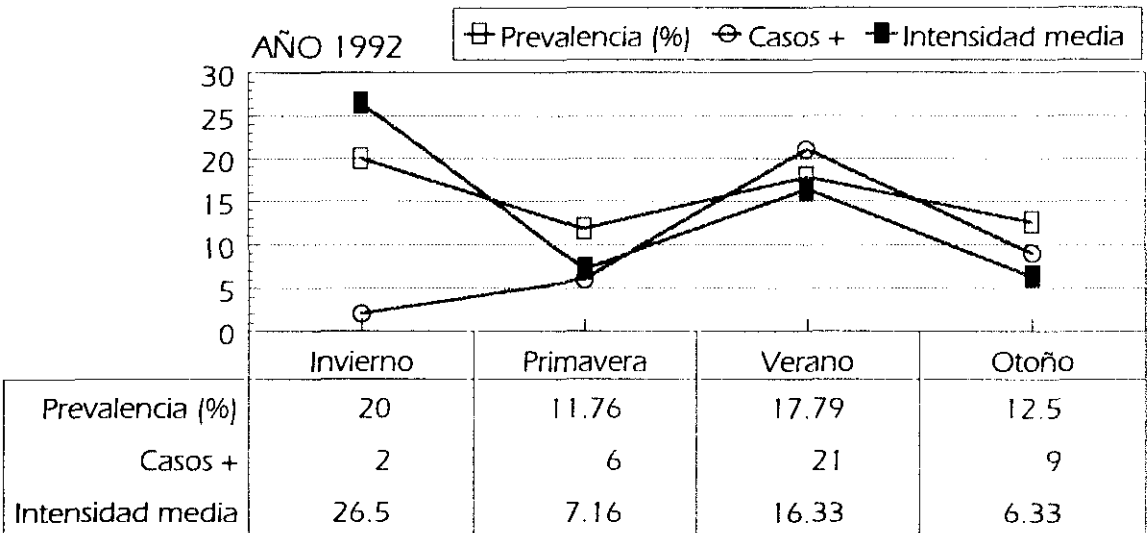
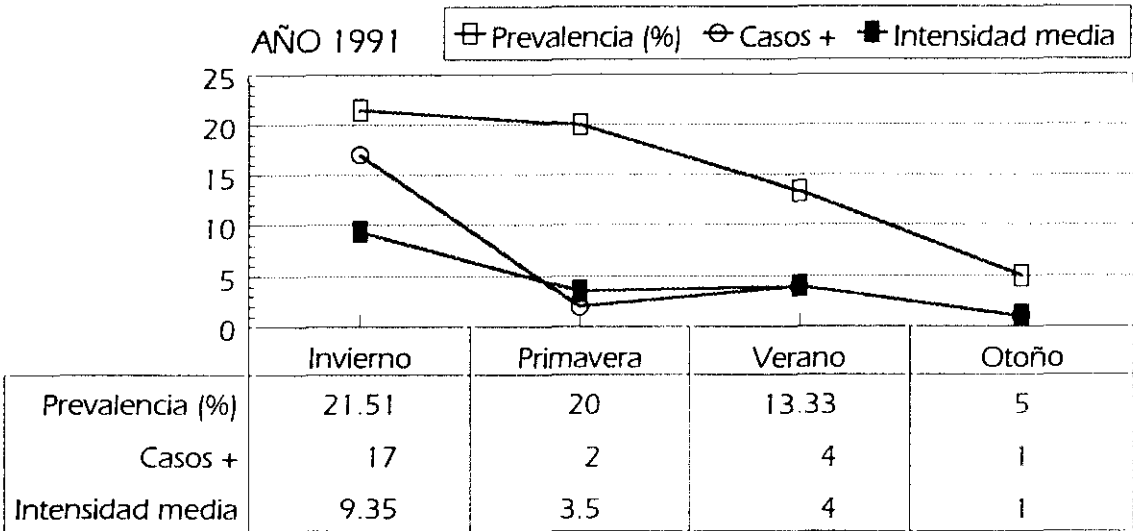
La distribución y estacionalidad de los parásitos está influenciada en gran parte por factores climáticos. El clima afecta esta distribución, bien indirectamente, a través de factores bióticos, bien directamente, a través de factores abióticos.

Para intentar determinar el ciclo estacional de las especies parásitas detectadas, hemos realizado un estudio por estaciones climáticas de la prevalencia, número de casos positivos e intensidad media de infestación para cada una de las especies de platelmintos hallada y para cada uno de los años en que fue realizado el presente trabajo.

Los resultados aparecen reflejados en la Gráfica XIII y en la Gráfica XIV. Hay que hacer notar que hemos incluido en invierno los muestreos realizados entre el 21 de diciembre al 20 de marzo, en primavera los muestreos que van desde el 21 de marzo al 20 de junio, en verano los muestreos entre el 21 de junio al 20 de septiembre y en otoño los muestreos realizados entre el 21 de septiembre y el 20 de diciembre.

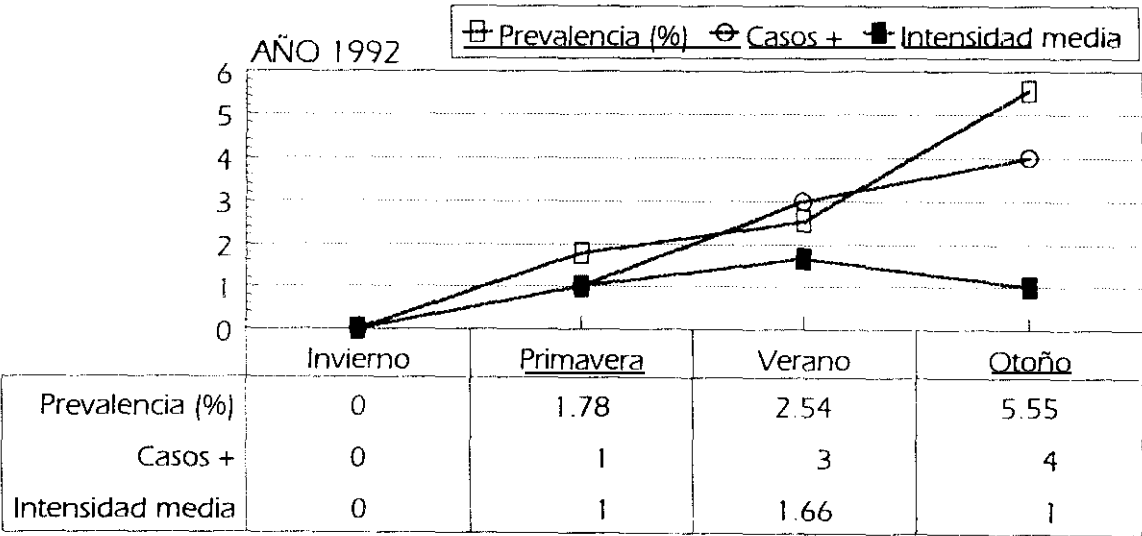
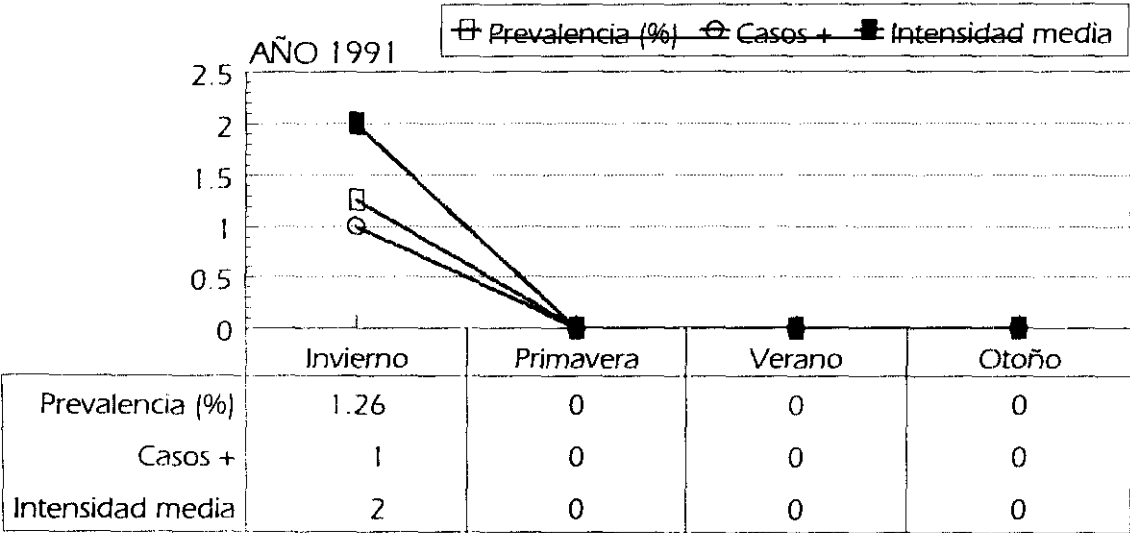
GRÁFICA XIII

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFESTACIONES POR *Pseudodactylogyrus anguillae*



GRÁFICA XIV

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFESTACIONES POR *Bothriocephalus claviceps*



4.5.- RESULTADOS DE NEMATODOS

4.5.1.- Distribución y porcentajes

Para el estudio de nematodos, se diseccionaron 390 ejemplares de *Anguilla anguilla* procedentes de la cuenca del río Esva, al oeste del Principado de Asturias. Del total de anguilas necropsadas se han observado la presencia de nematodos en 132 ejemplares, lo cual representa una prevalencia del 33,84%.

En este estudio hemos identificado un total de 3 especies de nematodos aislados, todos ellos, en el tracto digestivo. Las 3 especies son las siguientes:

Pseudocapillaria tomentosa

Paraquimperia tenerrima

Spinitectus inermis

Desde la Tabla XXX a la XXXII se analiza detalladamente el número de hospedadores recogidos en cada localidad, así como los que resultaron positivos a nematodos y sus parámetros parasitológicos (prevalencia de parasitación e intensidad de infestación). Hay que destacar que para la intensidad de infestación, en las tablas, se proporciona el rango, entre paréntesis, la media aritmética y la desviación típica.

En la Gráfica XV, en diagrama de barras verticales, se muestra la prevalencia global, la intensidad media de parasitación global y el número total de casos positivos para cada una de las especies de nematodos.

En la Gráfica XVI, en diagrama de sectores, se representa la distribución por especies de nematodos. Entre paréntesis aparece el número total de helmintos recogidos.

TABLA XXX

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Pseudocapillaria tomentosa*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)	INTENSIDAD DE INFESTACIÓN (Rango) $\bar{x} \pm \sigma$
Río Esva (Puente de Canero)				
Febrero 91	18	2	11,11	(1) 1
Febrero 92	10	0	-	-
Mayo 92	25	0	-	-
Junio 92	26	2	7,69	(1-2) 1,5 \pm 0,5
Septiembre 92	61	2	3,27	(1) 1
Octubre 92	22	1	4,54	(2) 2
Diciembre 92	20	0	-	-
Río Esva (Puente de Camberl)				
Febrero 91	14	1	7,14	(2) 2
Río Esva (Puente de Trevías)				
Febrero 91	4	0	-	-
Río Llorín (Brievés)				
Septiembre 92	57	4	7,01	(1-2) 1,25 \pm 0,43
Río Muñás (Pontigón)				
Enero 91	23	0	-	-
Marzo 91	20	1	5,00	(1) 1
Abril 91	10	0	-	-
Octubre 91	10	1	10,00	(1) 1
Noviembre 91	10	1	10,00	(2) 2
Noviembre 92	30	2	6,66	(2) 2
Río Esva (San Pedro de Paredes)				
Agosto 91	30	3	10,00	(1-5) 2,33 \pm 1,88
TOTALES	390	20	5,12	(1-5) 1,55 \pm 0,92

TABLA XXXI

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Paraquimperia tenerrima*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)	INTENSIDAD DE INFESTACIÓN (Rango) $\bar{x} \pm \sigma$
Río Esva (Puente de Canero)				
Febrero 91	18	0	-	-
Febrero 92	10	0	-	-
Mayo 92	25	5	20,00	(1-2) $1,4 \pm 0,48$
Junio 92	26	4	15,38	(1-9) $3,5 \pm 3,2$
Septiembre 92	61	23	37,70	(1-7) $2,39 \pm 1,71$
Octubre 92	22	6	27,27	(1-11) $3,16 \pm 3,53$
Diciembre 92	20	1	5,00	(2) 2
Río Esva (Puente de Camberí)				
Febrero 91	14	2	14,28	(1) 1
Río Esva (Puente de Trevías)				
Febrero 91	4	3	21,42	(1-16) $7 \pm 6,48$
Río Llorín (Brievés)				
Septiembre 92	57	9	15,78	(1-5) $2,55 \pm 1,16$
Río Muñás (Pontigón)				
Enero 91	23	6	26,08	(1-4) $1,83 \pm 1,21$
Marzo 91	20	10	50,00	(1-20) $6,3 \pm 5,08$
Abril 91	10	3	30,00	(1-4) $3 \pm 1,41$
Octubre 91	10	2	20,00	(1) 1
Noviembre 91	10	1	10,00	(3) 3
Noviembre 92	30	6	20,00	(1-4) $1,83 \pm 1,21$
Río Esva (San Pedro de Paredes)				
Agosto 91	30	17	56,66	(1-10) $2,58 \pm 2,14$
TOTALES	390	98	25,12	(1-20) $2,88 \pm 3,03$

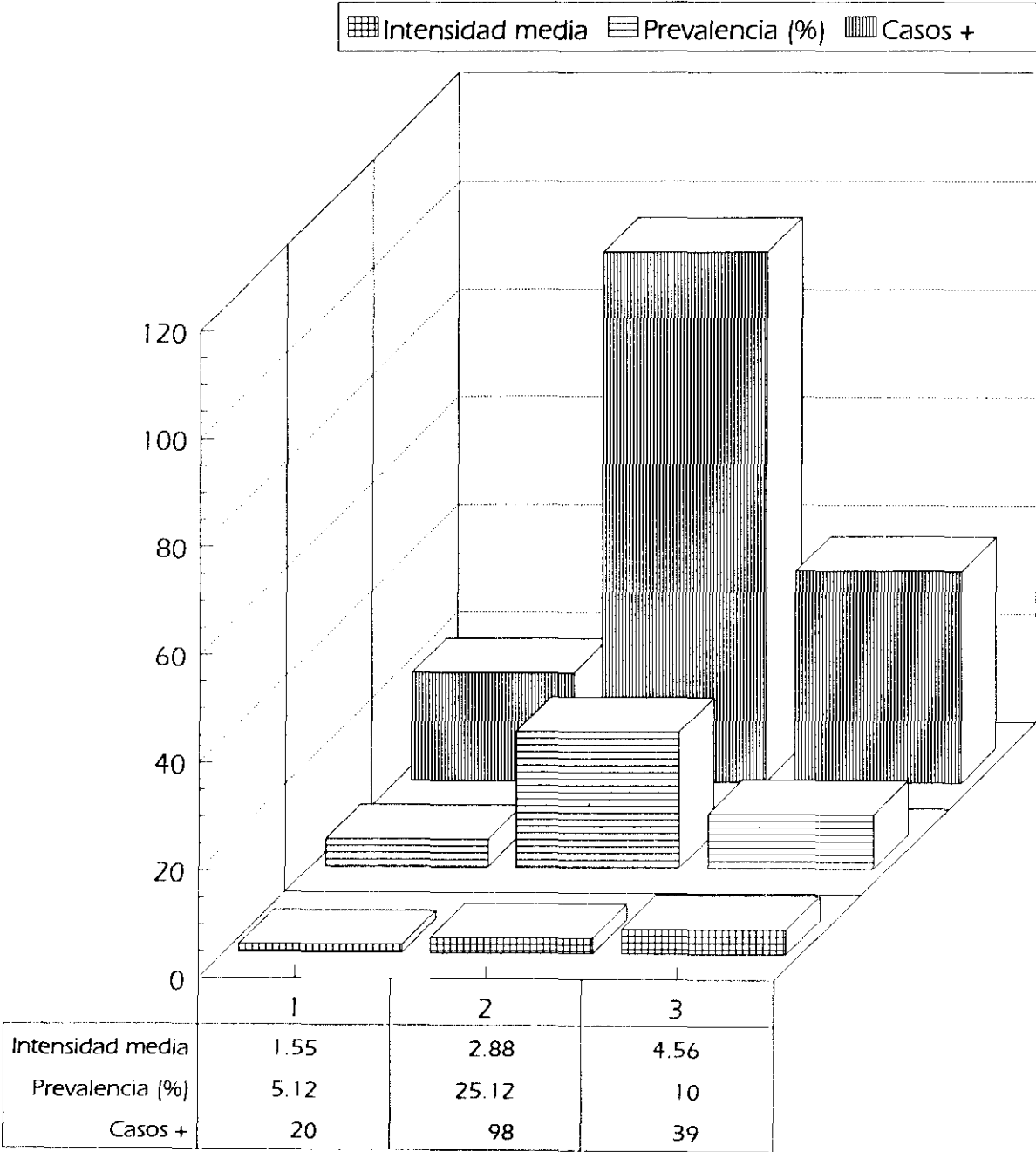
TABLA XXXII

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Spinitectus inermis*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILLAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)	INTENSIDAD DE INFESTACIÓN (Rango) $\bar{x} \pm \sigma$
Río Esva (Puente de Canero)				
Febrero 91	18	0	-	-
Febrero 92	10	0	-	-
Mayo 92	25	2	8,00	(5-10) 7,5 \pm 2,5
Junio 92	26	3	11,53	(1-5) 2,33 \pm 1,88
Septiembre 92	61	10	16,39	(1-6) 1,8 \pm 1,53
Octubre 92	22	0	-	-
Diciembre 92	20	4	20,00	(1-4) 2,5 \pm 1,11
Río Esva (Puente de Camberl)				
Febrero 91	14	2	14,28	(1-5) 3 \pm 2
Río Esva (Puente de Trevías)				
Febrero 91	4	2	50,00	(1) 1
Río Llorín (Brievés)				
Septiembre 92	57	4	7,01	(1-14) 8,25 \pm 4,91
Río Muñás (Pontigón)				
Enero 91	23	4	17,39	(2-19) 9,75 \pm 6,09
Marzo 91	20	2	10,00	(2) 2
Abril 91	10	1	10,00	(1) 1
Octubre 91	10	2	20,00	(1-18) 9,5 \pm 8,5
Noviembre 91	10	0	-	-
Noviembre 92	30	2	6,66	(8-18) 13 \pm 5
Río Esva (San Pedro de Paredes)				
Agosto 91	30	1	3,33	(1) 1
TOTALES	390	41	10,51	(1-19) 4,56 \pm 5,09

GRÁFICA XV

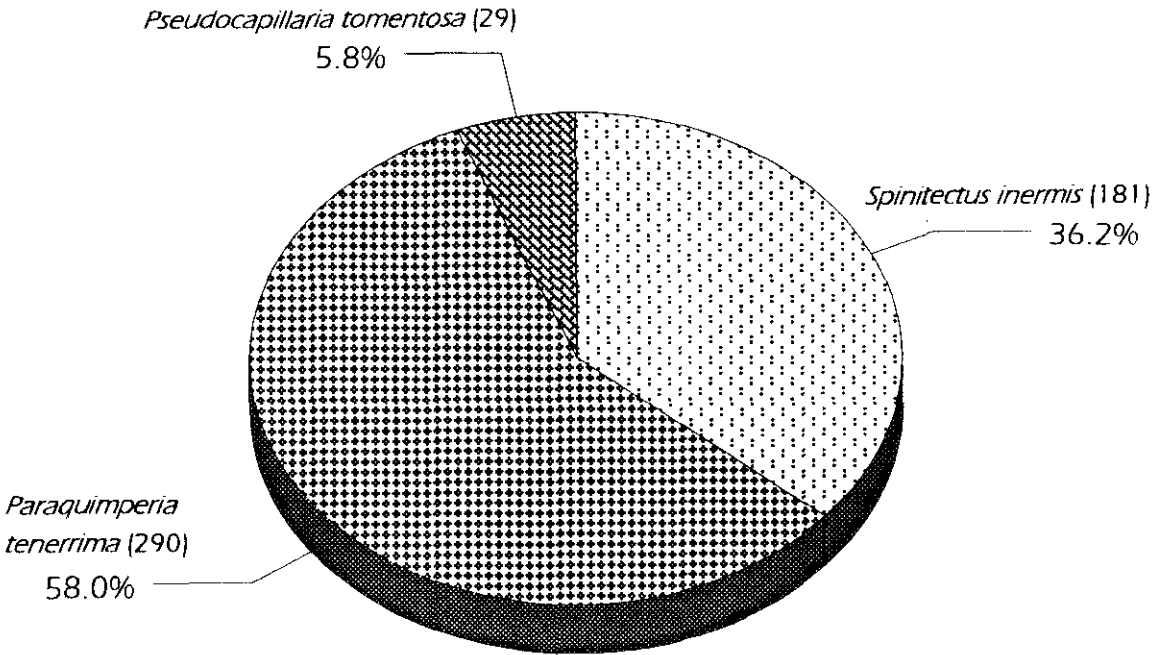
PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Anguilla anguilla* POR NEMATODOS



1.- *Pseudocapillaria tomentosa*
3.- *Spinitectus inermis*

2.- *Paraquimperia tenerrima*

GRÁFICA XVI
DISTRIBUCIÓN POR ESPECIES DE NEMATODOS



4.5.2.- Características de las especies de nematodos encontrados

4.5.2.1.- *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843) Freitas, 1959

Posición taxonómica

Phylum	NEMATODA Cobb, 1919
Clase	ADENOPHOREA (=APHASMIDIA) Chitwood, 1958
Orden	ENOPLIDA Chitwood, 1933.
Superfamilia	TRICHINELLOIDEA Roman, 1965
Familia	TRICHURIDAE (Ransom, 1911) Railliet, 1915
Subfamilia	CAPILLARIINAE Railliet, 1915
Género	<i>Pseudocapillaria</i> Freitas, 1959

Descripción

a) Morfología general

Nematodos pequeños, de cuerpo filiforme, con la anchura mínima en el extremo anterior, aumentando gradualmente hasta el comienzo del intestino, a partir del cual se mantiene aproximadamente igual hasta cerca de la cola, donde se estrecha ligeramente.

La cutícula es lisa, aunque en el extremo anterior se pueden observar algunas pequeñas prominencias. Existen dos bandas bacilares laterales formadas por papilas, que pueden localizarse desde muy cerca del extremo anterior hasta casi la extremidad caudal.

La boca es sencilla rodeada por una diminuta papila oral. Esófago moniliforme formado por una primera parte muy corta, y otra segunda larga, constituida por una serie de células, esticocitos, en número que varía de 27 a 41. Este esticosoma es de menor tamaño en los machos que en las hembras. En las formas larvarias, que medimos, observamos que la porción ocupada por el esófago es tanto mayor respecto a la longitud del cuerpo cuanto más joven sea el ejemplar considerado.

El anillo nervioso rodea a la primera porción del esófago cerca de la extremidad anterior. Poro excretor no observado.

b) Macho

Cuerpo de aspecto filiforme, más pequeño que el de la hembra, aproximadamente dos tercios, y con las mismas características morfológicas generales. Esófago moniliforme con el esticosoma formado por una única fila de 27 a 31 esticocitos. El esófago ocupa entre un 51,3% y un 57,3% de la longitud total del helminto.

El testículo comienza aproximadamente a nivel de la unión esófago-intestino. La espícula es lisa, larga y estrecha; el extremo proximal está ligeramente extendido y el extremo distal es sencillo y más estrecho. La espícula está encerrada en una vaina espicular sin espinas, pero provista de una finísima estriación transversal. La vaina puede aparecer fuera de la cloaca o estar más o menos retraída en el interior, produciendo entonces la impresión de que la espícula está rodeada por un filamento espiral en parte de su longitud.

El extremo posterior es redondeado y provisto de dos lóbulos subventrales hemisféricos, cada uno de los cuales contienen una pequeña papila. La abertura de la cloaca es subterminal.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XIV.

c) Hembra

Cuerpo filiforme de tamaño mayor que en los machos. Esticosoma formado por una única fila de 36 a 41 esticocitos. El esófago ocupa entre un 51,3% y un 57,3% de la longitud total del verme.

Vulva situada detrás de la unión esófago-intestinal y a muy corta distancia, aunque ésta varía dentro de ciertos límites, sobre todo según el estado de madurez de la hembra. Los labios vulvares sobresalen algo de la pared del cuerpo, especialmente es apreciable en el superior. Vagina dirigida hacia atrás, seguida de un potente oviyector, que se continua por el útero.

Los huevos son oval-alargados, con un tapón mameloniforme en cada polo, que sobresale ligeramente de la superficie del huevo. La cáscara es relativamente gruesa y está provista de dos capas, la más interna hialina y la más externa provista de rugosidades en toda su superficie.

Extremo posterior redondeado. Ano subterminal.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XV.

Habitat

Todos los ejemplares de *Pseudocapillaria tomentosa* han sido localizados en el intestino posterior de las anguilas examinadas. Los estados larvarios recogidos también se encontraron en la misma región intestinal que los adultos.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se han efectuado sobre ejemplares montados en Lactofenol de Amman. Los resultados se recogen en las Tablas XXXIII y XXXIV.

TABLA XXXIII

MEDIDAS DE *Pseudocapillaria tomentosa* ♂ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	4,090	5,385	4,688	0,652
Anchura máxima	0,060	0,065	0,061	0,002
Anchura bandas bacilares	0,020	0,022	0,021	0,001
Longitud del esófago:				
Muscular	0,122	0,247	0,200	0,056
Esticosoma	2,217	2,530	2,324	0,178
Distancia boca-anillo nervioso	0,082	0,110	0,096	0,011
Distancia ano-extremo posterior	0,015	0,020	0,016	0,002
Espícula:				
Longitud	0,282	0,332	0,303	0,021
Anchura zona proximal	0,010	0,012	0,011	0,001
Anchura zona media	0,007	0,007	0,007	0,000
Anchura zona distal	0,005	0,007	0,005	0,001

Nº de ejemplares medidos: 5

TABLA XXXIV

MEDIDAS DE *Pseudocapillaria tomentosa* ♀ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	5,585	8,241	7,436	0,901
Anchura máxima	0,070	0,101	0,086	0,011
Anchura bandas bacilares	0,027	0,042	0,033	0,005
Longitud del esófago:				
Muscular	0,160	0,220	0,187	0,019
Esticosoma	2,565	3,905	3,356	0,474
Distancia boca-anillo nervioso	0,087	0,112	0,101	0,009
Distancia esticosoma-vulva	0,020	0,045	0,030	0,009
Distancia vulva-extremo anterior	2,585	3,952	3,390	0,484
Distancia ano-extremo posterior	0,010	0,015	0,012	0,002
Huevo:				
Longitud	0,057	0,065	0,061	0,002
Anchura máxima	0,027	0,035	0,029	0,002
Grosor cáscara	0,002	0,002	0,002	0,000
Cápsulas polares:				
Longitud	0,002	0,002	0,002	0,000
Anchura máxima	0,005	0,007	0,006	0,001

Nº de ejemplares medidos: 12

Lámina XIV. *Pseudocapillaria tomentosa* ♂

Figura 1.- Vista frontal del extremo anterior. Esófago muscular y esticosoma
Figura 2.- Vista lateral del extremo posterior. Espícula y vaina

LÁMINA XIV

Pseudocapillaria tomentosa ♂

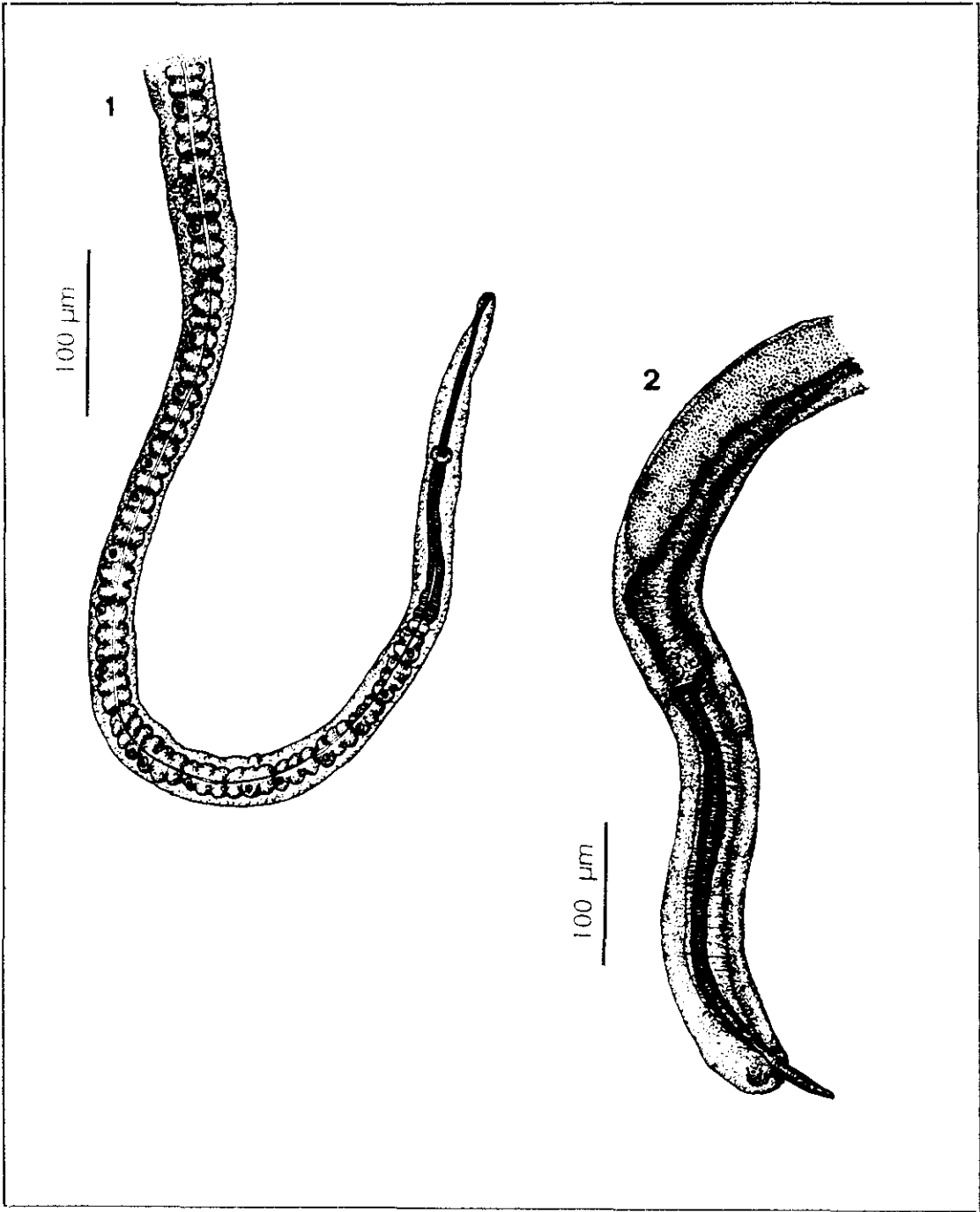


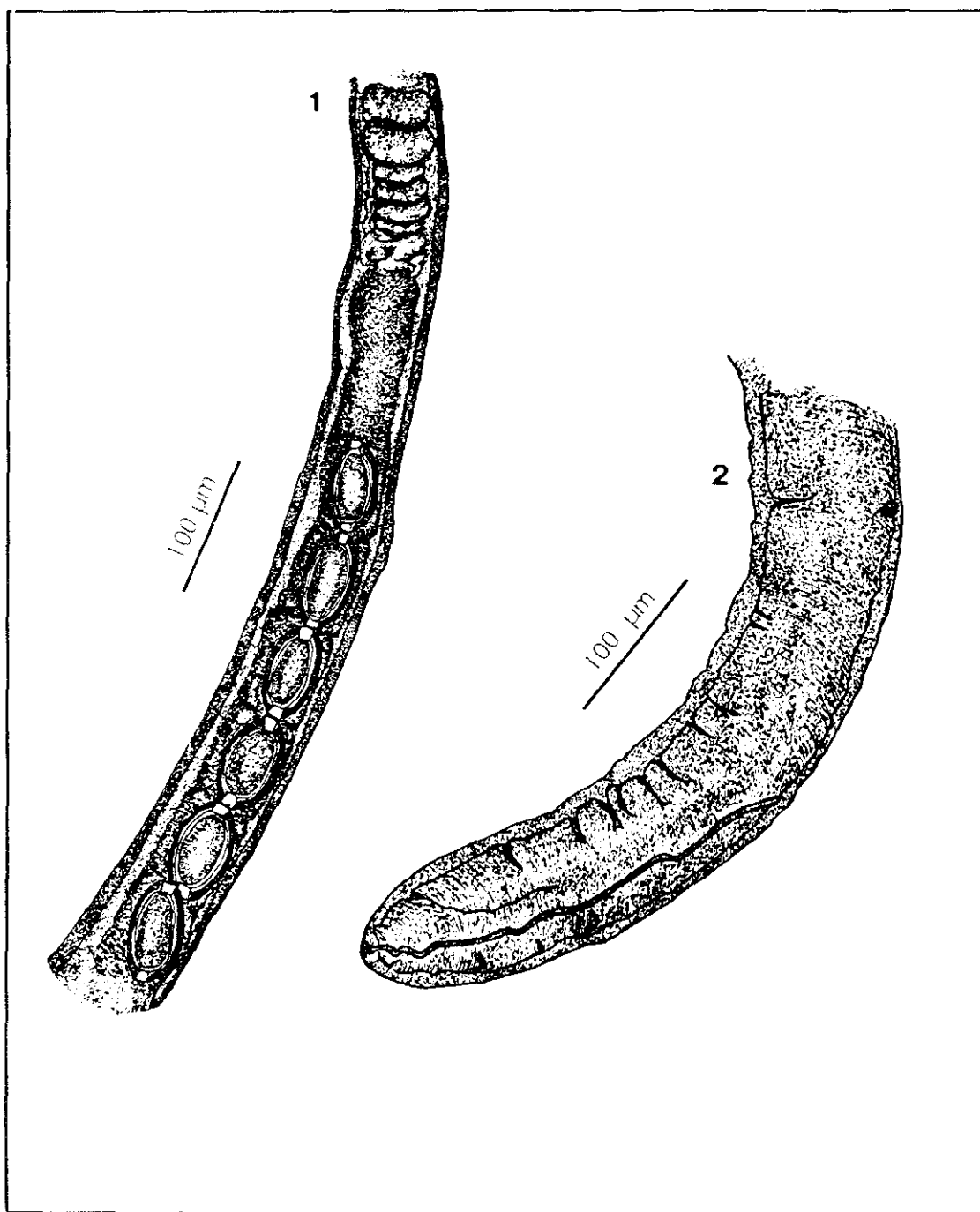
Lámina XV. *Pseudocapillaria tomentosa* ♀

Figura 1.- Detalle de la vulva

Figura 2.- Extremo posterior

LÁMINA XV

Pseudocapillaria tomentosa ♀



4.5.2.2.- *Paraquimperia tenerrima* (Linstow, 1878) Baylis, 1934

Posición taxonómica

Phylum	NEMATODA Cobb, 1919
Clase	SECERNENTEA (=PHASMIDIA) Dougherty, 1958
Orden	ASCARIDIDA Skrjabin & Schulz, 1940
Superfamilia	SEURATOIDEA Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959
Familia	QUIMPERIIDAE (Gendre, 1928) Baylis, 1930
Subfamilia	QUIMPERIINAE Gendre, 1928
Género	<i>Paraquimperia</i> Baylis, 1934

Descripción

a) Morfología general

Nematodos pequeños de aspecto filiforme y color blanquecino. La cutícula es extremadamente fina y se encuentra estriada transversalmente. Presenta unas anchas aletas cervicales que comienzan en la extremidad anterior del cuerpo discurriendo hasta las papilas cervicales en donde comienzan a fundirse con las aletas laterales, que ocupan la mayor parte del cuerpo.

La apertura bucal esta rodeada por tres labios, cada uno de los cuales lleva una pequeña e inconspicua papila. La boca está armada con tres dientes orientados hacia delante y de posición uno ventral y dos dorsales. A continuación de la boca se encuentra una faringe muscular, que se continúa con una porción de esófago estrecha, en donde hacia la mitad se halla el anillo nervioso periesofágico. La última porción del esófago está constituida por un ensanchamiento de la porción anterior. El esófago conecta con el intestino mediante un sistema valvular.

El poro excretor se sitúa justamente detrás del anillo nervioso en la cara ventral. La cola presenta una forma cónica y de terminación puntiaguda.

b) Macho

Presenta un cuerpo filiforme y de tamaño ligeramente menor que el de las hembras. Es característica la cola curvada hacia la cara ventral desarrollando bandas musculares

transversales en la cutícula ventral. A corta distancia y frente a la cloaca se sitúa una prominente papila glandular impar.

La razón media entre la longitud del esófago y la longitud total es de 1:10,13.

Existen cuatro pares de papilas precloacales localizadas ventralmente y seis pares de papilas poscloacales, cinco de las cuales son de posición ventral y una de posición lateral.

Las espículas son de igual forma y tamaño. El *gubernaculum* se sitúa justo debajo de las espículas, y tiene un tamaño reducido.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XVI.

c) Hembra

Cuerpo de aspecto filiforme y de tamaño algo superior al macho. Cola recta. La razón media entre la longitud del esófago y la longitud total es de 1:11,20. La vulva se sitúa aproximadamente en el tercio posterior del cuerpo, con una proporción media entre la longitud postvulvar y la longitud prevulvar de 1:4,32. La vagina, larga y musciosa, discurre paralelamente a la cutícula desde la vulva hacia delante. El útero es anfidelfo con una rama uterina anterior y otra posterior.

Los huevos, *in utero*, son de forma oval, no segmentados y con cáscara fina.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XVII.

Habitat

Es un parásito intestinal en las formas adultas.

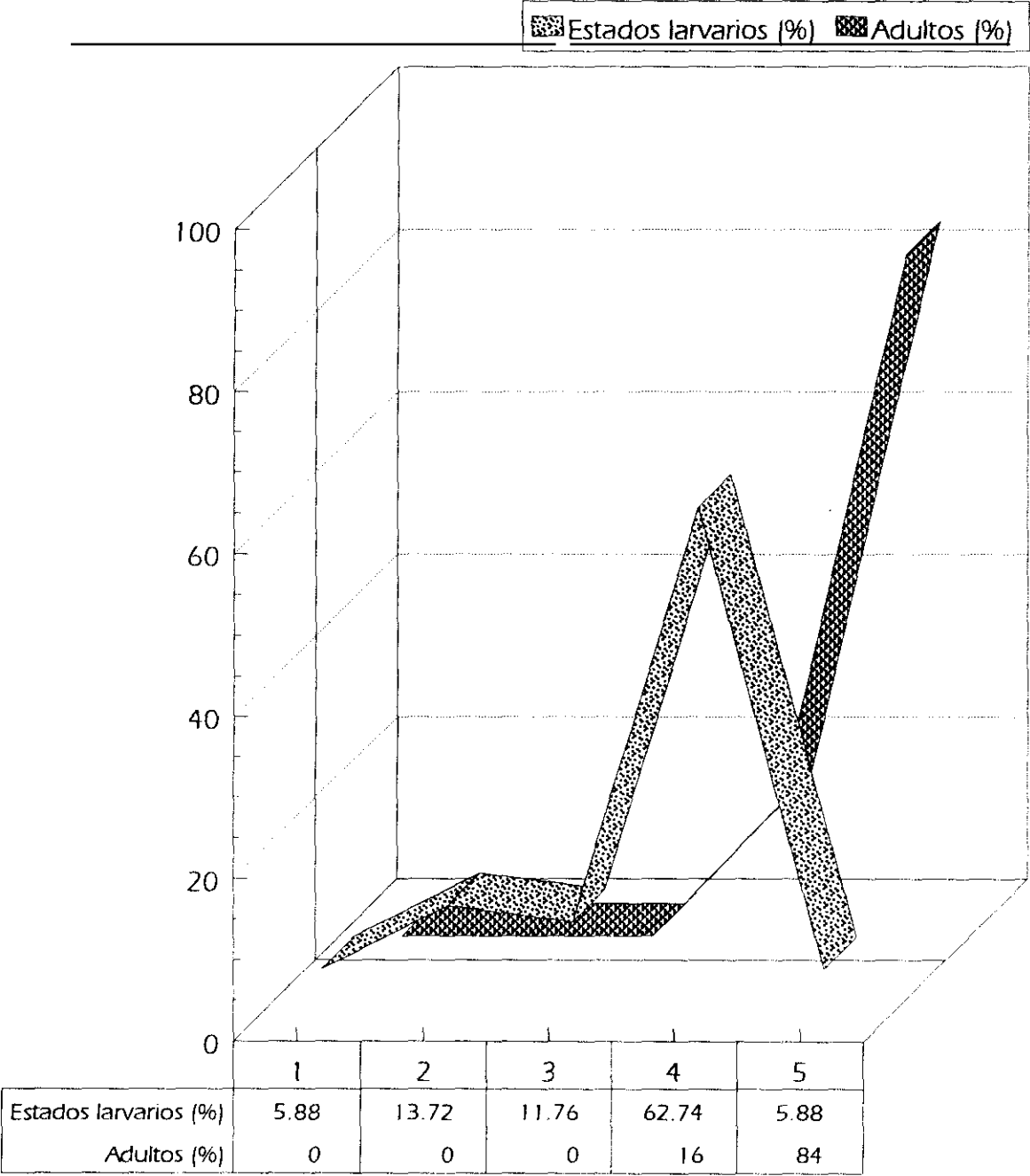
En la Gráfica XVII señalamos la distribución en el tracto digestivo de las formas larvarias y adultos recogidos en el examen parasitológico.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se han efectuado sobre ejemplares montados en Lactofenol de Amman. Estas medidas aparecen reflejadas en la Tabla XXXV para los machos y en la Tabla XXXVI para las hembras grávidas. En la Tabla XXXVII se proporciona las medidas tomadas a las hembras no grávidas.

GRÁFICA XVII

DISTRIBUCIÓN EN EL TRACTO DIGESTIVO DEL NEMATODO *Paraquimperia tenerrima*



1.- Esófago
3.- Ciego pilórico
5.- Intestino posterior

2.- Estómago
4.- Intestino anterior

TABLA XXXV

MEDIDAS DE *Paraquimperia tenerrima* ♂ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	4,787	8,130	6,746	0,973
Anchura máxima	0,121	0,202	0,174	0,022
Anchura de las alas laterales	0,017	0,065	0,041	0,013
Longitud de la faringe	0,027	0,037	0,032	0,003
Esófago:				
Longitud	0,530	0,790	0,650	0,079
Anchura porción anterior	0,027	0,060	0,042	0,008
Anchura porción posterior	0,062	0,127	0,091	0,018
Distancia boca-anillo nervioso	0,277	0,465	0,355	0,043
Distancia boca-poro excretor	0,280	0,535	0,364	0,070
Distancia boca-deridio	0,505	0,982	0,704	0,136
Distancia ano-extremo posterior	0,255	0,345	0,295	0,022
Esplúcula:				
Longitud	0,252	0,330	0,285	0,024
Anchura máxima	0,020	0,032	0,027	0,003
Longitud del <i>Gubernaculum</i>	0,060	0,087	0,073	0,007

Nº de ejemplares medidos: 20

TABLA XXXVI

MEDIDAS DE *Paraquimperia tenerrima* ♀ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	5,403	9,857	7,504	1,621
Anchura máxima	0,181	0,262	0,214	0,037
Anchura de las alas laterales	0,045	0,072	0,052	0,009
Longitud de la faringe	0,030	0,035	0,032	0,002
Esófago:				
Longitud	0,557	0,865	0,673	0,120
Anchura porción anterior	0,032	0,062	0,041	0,009
Anchura porción posterior	0,077	0,127	0,094	0,020
Distancia boca-anillo nervioso	0,307	0,390	0,348	0,030
Distancia boca-poro excretor	0,345	0,390	0,368	0,020
Distancia boca-deridio	0,550	0,957	0,735	0,170
Distancia vulva-extremo posterior	1,190	2,620	1,713	0,593
Distancia ano-extremo posterior	0,240	0,377	0,313	0,036
Huevo:				
Longitud	0,062	0,067	0,065	0,002
Anchura máxima	0,040	0,047	0,045	0,002

Nº de ejemplares medidos: 20

TABLA XXXVII

MEDIDAS DE *Paraquimperia tenerrima* ♀ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	4,434	6,221	5,602	0,617
Anchura máxima	0,141	0,191	0,161	0,021
Anchura de las alas laterales	0,030	0,045	0,057	0,009
Longitud de la faringe	0,030	0,032	0,030	0,001
Esófago:				
Longitud	0,577	0,702	0,626	0,048
Anchura porción anterior	0,035	0,045	0,039	0,004
Anchura porción posterior	0,062	0,075	0,069	0,004
Distancia boca-anillo nervioso	0,257	0,380	0,318	0,049
Distancia boca-poro excretor	0,255	0,370	0,314	0,044
Distancia boca-dendio	0,590	0,697	0,641	0,059
Distancia vulva-extremo posterior	0,835	1,437	1,141	0,233
Distancia ano-extremo posterior	0,250	0,330	0,287	0,026

Nº de ejemplares medidos: 20

Lámina XVI. *Paraquimperia tenerrima* ♂

Figura 1.- Vista frontal del extremo anterior. Alas cuticulares y deridios

Figura 2.- Extremo posterior. Detalle de las espículas y *gubernaculum*

LÁMINA XVI

Paraquimperia tenerrima ♂

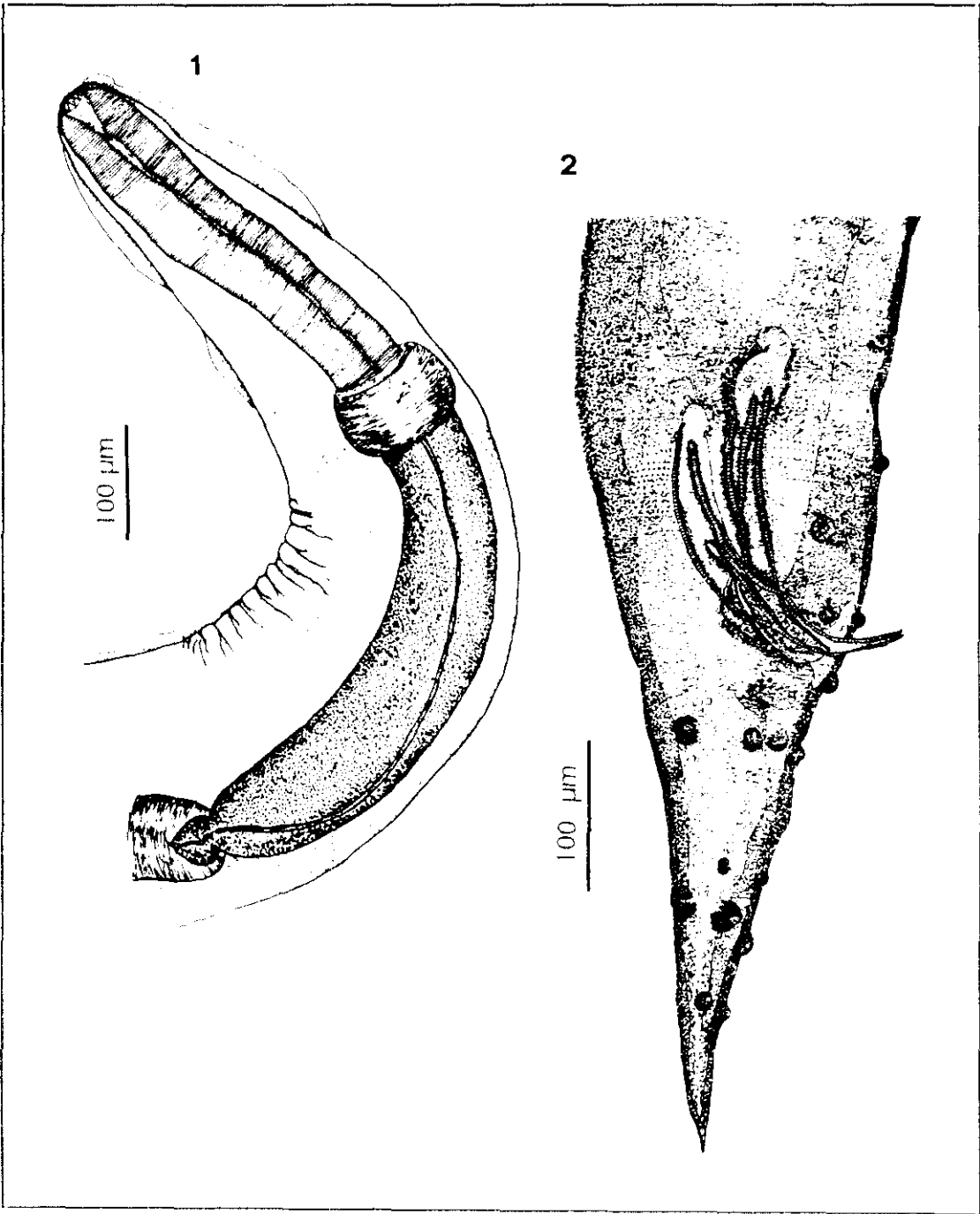


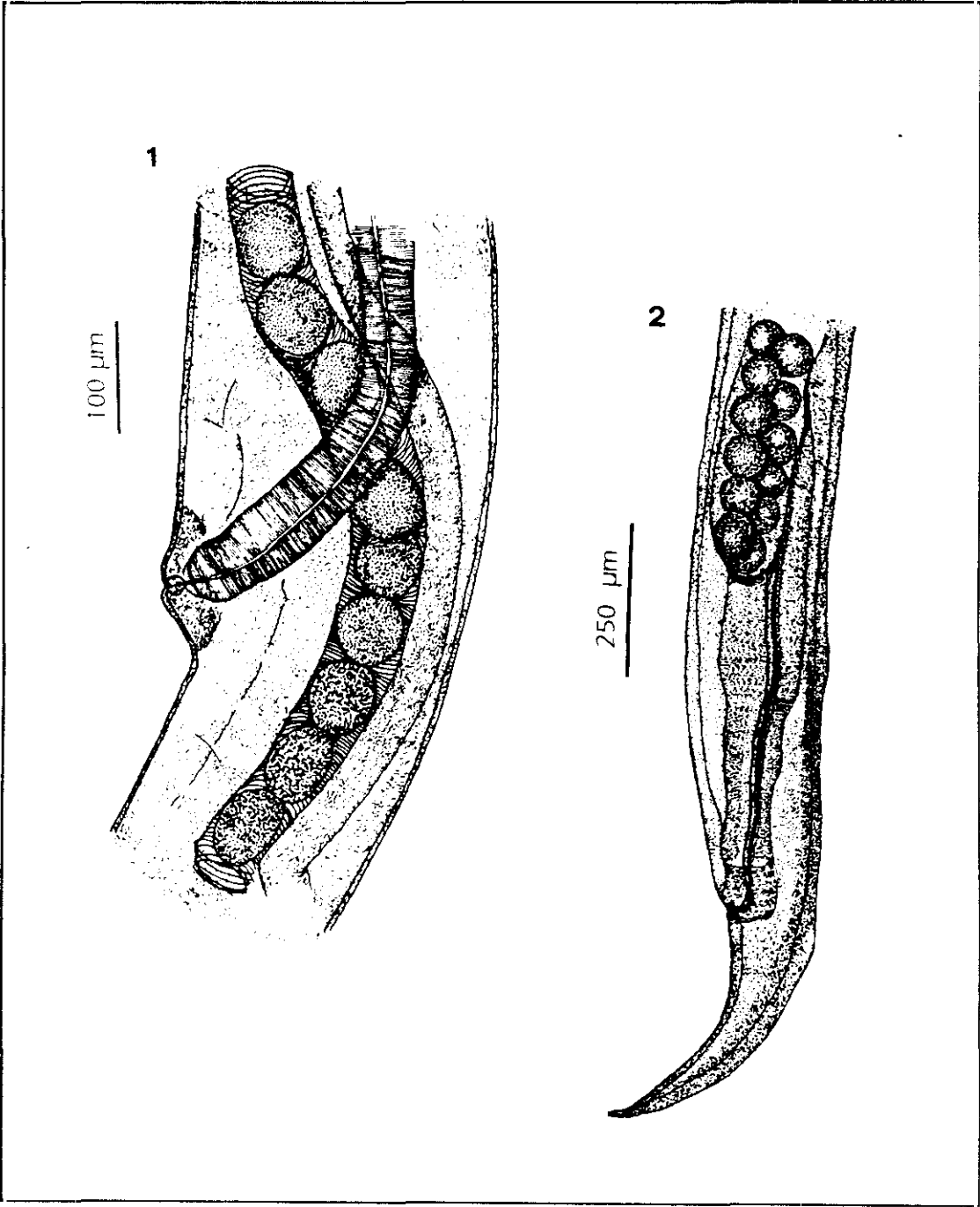
Lámina XVII. *Paraquimperia tenerrima* ♀

Figura 1.- Detalle de la vulva

Figura 2.- Extremo posterior

LÁMINA XVII

Paraquimperia tenerrima ♀



4.5.2.3.- *Spinitectus inermis* Zeder, 1800

Posición taxonómica

Phylum	NEMATODA Cobb, 1919
Clase	SECERNENTEA (=PHASMIDIA) Dougherty, 1958
Orden	SPIRURIDA Chitwood, 1933
Suborden	SPIRURINA Railliet, 1914
Superfamilia	HABRONEMATOIDEA
Familia	CYSTIDICOLIDAE Skrjabin, 1946
Género	<i>Spinitectus</i> Fourment, 1883

Descripción

a) Morfología general

Presenta las características del género *Spinitectus*. Tamaño mediano, machos menores que las hembras. El extremo cefálico es troncocónico y el caudal se estrecha después de la cloaca en los machos o de la vulva en las hembras, agudizándose más en las hembras que en los machos.

Los ejemplares vivos de ambos sexos son opacos y de color marfil. La cutícula tiene una serie de anillos formados por dos piezas simétricas independientes e interrumpidas en los lados, que son muy manifiestas hacia el extremo anterior del cuerpo. Hacia la parte posterior tienden a no coincidir exactamente y se hacen menos conspicuos hasta casi desaparecer. Los dos primeros anillos están muy próximos. Los restantes se disponen de la siguiente forma: hacia los extremos son equidistantes y relativamente próximos y hacia el centro la separación entre dos consecutivos va aumentando.

El borde distal de los anillos llevan espinas dirigidas posteriormente, cuya base es de apariencia papiliforme. El número de espinas varía de acuerdo con la posición de los anillos y el tamaño del nematodo, siendo mayor cuanto mayor es el diámetro del ánulo. En los 5 ó 6 primeros anillos el tamaño de las espinas aumenta y disminuye hacia el extremo posterior, donde se hacen casi invisibles.

La región cefálica puede aparecer invaginada o retraída en algunos ejemplares, de modo que la distancia entre los ámulos de espinas y el extremo anterior puede variar.

La abertura oral es terminal. Sobre el queilostoma se observan dos seudolabios laterales, cuyos extremos libres pueden superponerse. Cada labio lleva dos pequeñas papilas bucales, localizadas subdorsal y subventralmente. Detrás del centro hay también un anfidio en cada lado, entre las papilas.

El vestíbulo es tubular, de pared fina y recto. Se comunica anteriormente con un prostoma en forma de embudo. Toda la cavidad oral está quitinizada como puede apreciarse cuando el verme está en ecdisis, ya que ésta se desprende junto con la cutícula.

El anillo nervioso periesofágico se sitúa a nivel del segundo anillo. El poro excretor se abre al exterior entre el cuarto y el quinto anillo.

El esófago se encuentra dividido en dos partes bien diferenciadas: una muscular y otra glandular que termina en la válvula esófago-intestinal. No se localizaron ni papilas cervicales, ni deridios.

b) Macho

Cola enrollada en espiral. Las alas caudales, soportadas por las papilas, son de posición subventral y comienzan un poco antes del ano, alcanzando posteriormente el extremo de la cola. Las papilas son pedunculadas y aparecen en un número de diez pares. Seis pares son posanales, y de estos, los tres últimos son menores y muy próximos entre sí. Los otros cuatro pares de papilas son de posición preanal.

Presentan un par de espículas que son de distinta forma y tamaño. La espícula larga muestra el extremo proximal algo ensanchado y la parte distal provista de una pequeña expansión con forma de "S". No presenta vástago. La espícula corta tiene forma de navicilla, hendida como para permitir el deslizamiento de la espícula larga. La proporción media espicular es 1:7,36 con un rango entre 1: 6,32 y 1:8,27.

El número de anillos espinosos varía con el tamaño del ejemplar. El número de espinas por anillo oscila entre 52 y 64. La razón media entre la longitud del esófago y la longitud total es de 1:4,65 y la proporción media entre la longitud del esófago muscular y la longitud del esófago glandular es de 1:4,75.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XVIII.

c) Hembra

La vulva presenta dos labios ligeramente prominentes y se situa en la segunda mitad del cuerpo, con una proporción media entre la longitud postvulvar y la longitud prevulvar de 1:8,29. Vagina fuertemente muscular y dirigida anteriormente. Uteros inicialmente anteriores y paralelos, poco después anfídelfos, muy plegados, llenando casi toda la anchura del nematodo, generalmente llenos de huevos. La rama uterina anterior está enrollada laxamente, curvándose proximalmente a la conexión del esófago con el intestino o incluso más anterior. La rama posterior forma asas en la parte distal preanal del verme.

Los huevos son elípticos, con pared gruesa y lisa, sin filamentos polares ni cápsulas gelatinosas. En el momento de la puesta se encuentran embrionados.

El número de anillos de espinas varía entre 253 y 296, dependiendo del tamaño del nematodo. La media del número máximo de espinas por anillo es de 66,66 y en el primer círculo se han llegado a contar hasta 68 espinas en algunos ejemplares estudiados.

La cola se adelgaza hacia el extremo posterior desde la vulva. La razón media esófago muscular/esófago glandular es de 1:4,58. La razón media esófago/longitud total es de 1:7,50.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XIX.

Habitat

Los vermes adultos y los estados preadultos, se han localizado en el estómago y en el ciego pilórico de las anguilas examinadas. Excepcionalmente se han recogido larvas, posiblemente estados larvarios I o II, en el intestino anterior y posterior. Por otro lado, junto a los vermes adultos aparecían, a veces, estados larvarios muy desarrollados.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se han efectuado sobre ejemplares montados en Lactofenol de Amman. Estas medidas aparecen en las Tablas XXXVIII y XXXIX.

TABLA XXXVIII

MEDIDAS DE *Spinitectus inermis* ♂ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	5,494	11,251	8,791	1,426
Anchura máxima	0,252	0,424	0,340	0,038
Longitud máxima de las espinas	0,017	0,022	0,020	0,001
Longitud del vestibulo	0,072	0,117	0,091	0,012
Prostoma:				
Longitud	0,015	0,025	0,019	0,002
Anchura máxima	0,022	0,037	0,026	0,003
Longitud del esófago:				
Muscular	0,270	0,412	0,338	0,047
Glandular	1,325	2,000	1,604	0,171
Distancia boca-anillo nervioso	0,192	0,312	0,242	0,039
Distancia boca-poro excretor	0,260	0,405	0,323	0,051
Distancia ano-extremo posterior	0,155	0,240	0,197	0,024
Longitud de la espícula:				
Larga	0,870	1,082	0,967	0,055
Corta	0,115	0,142	0,131	0,008

Nº de ejemplares medidos: 20

TABLA XXXIX

MEDIDAS DE *Spinitectus inermis* ♀ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	10,615	22,197	15,712	3,480
Anchura máxima	0,353	0,575	0,462	0,064
Longitud máxima de las espinas	0,015	0,025	0,020	0,002
Longitud del vestíbulo	0,075	0,125	0,102	0,016
Prostoma:				
Longitud	0,017	0,027	0,022	0,003
Anchura máxima	0,027	0,037	0,032	0,003
Longitud del esófago:				
Muscular	0,270	0,490	0,370	0,076
Glandular	1,255	2,190	1,670	0,291
Distancia boca-anillo nervioso	0,180	0,340	0,244	0,053
Distancia boca-poro excretor	0,280	0,490	0,371	0,074
Distancia ano-extremo posterior	0,135	0,220	0,173	0,025
Distancia vulva-extremo posterior	1,154	2,797	1,724	0,516
Huevo:				
Longitud	0,040	0,047	0,042	0,001
Anchura máxima	0,022	0,025	0,024	0,001

Nº de ejemplares medidos: 20

Lámina XVIII. *Spinitectus inermis* ♂

Extremo posterior. Detalle de las papilas y espículas

LÁMINA XVIII

Spinitectus inermis ♂

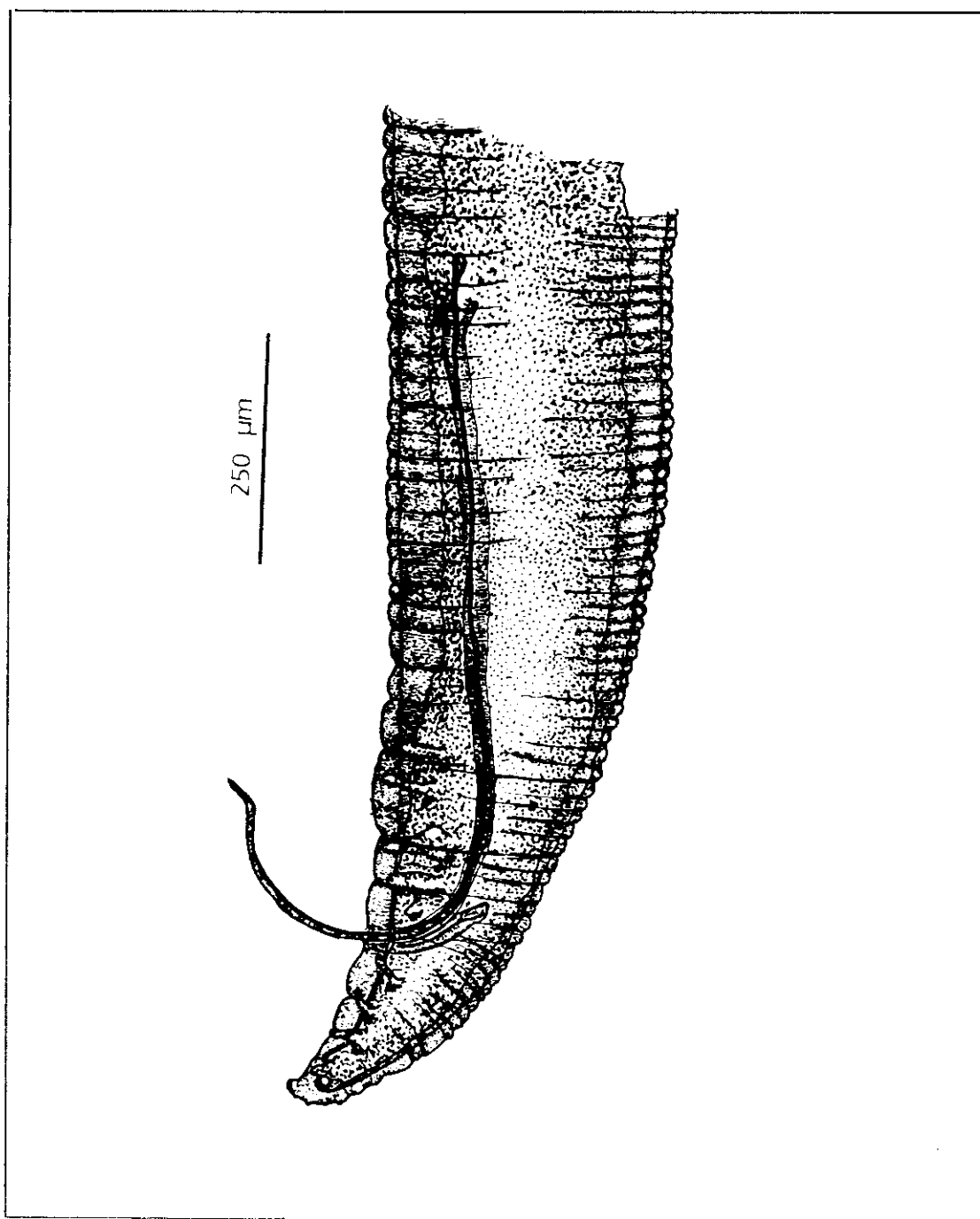
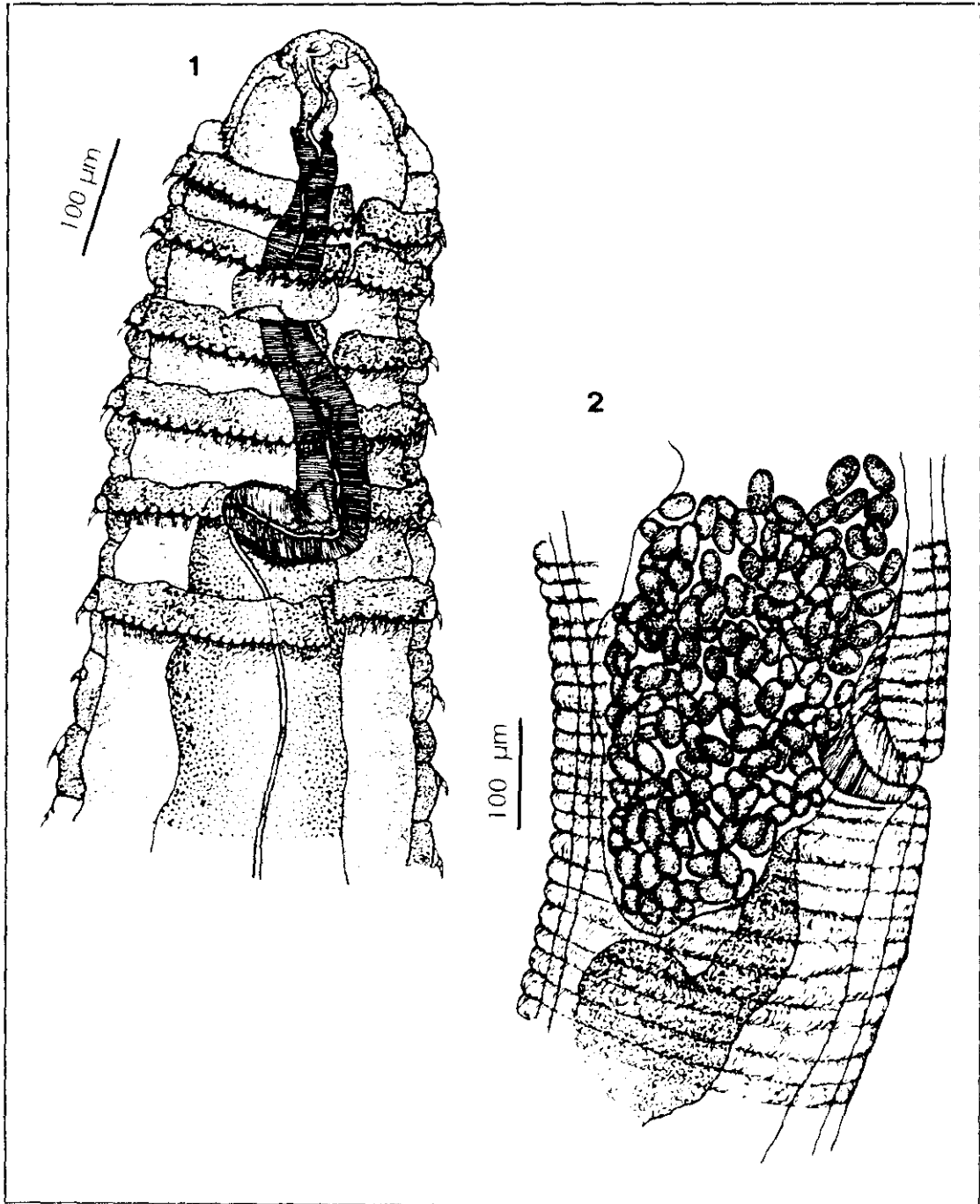


Lámina XIX. *Spinitectus inermis* ♀

- Figura 1.- Vista lateral del extremo anterior
Figura 2.- Detalle de la vulva
-

LÁMINA XIX

Spinitectus inermis ♀



4.5.3.- Variaciones estacionales

Muy pocos han sido los trabajos realizados sobre el estudio de la cinética estacional en las infestaciones por nematodos en la anguila europea. El más completo y reciente hasta estos momentos ha sido el realizado por Saraiva, en 1994.

En este estudio concluye que *P. tomentosa* puede parasitar a la anguila en cualquier época del año, no pudiéndose establecer un ciclo estacional de la prevalencia o intensidad de parasitación. Por otra parte, señala que *P. tenerrima*, aunque es frecuente a lo largo de todo el año, presenta una prevalencia mayor en los meses de primavera y del principio del verano.

Sobre este último helminto, Chubb (1961) realizó un estudio en el que anotó que la incidencia parasitaria era máxima en julio con un 60%, aunque esta información es incompleta, ya que no se realizaron muestreos durante todos los meses del año. Otras aportaciones en este mismo aspecto se las debemos a Conneely & McCarthy (1986) y Nie & Kennedy (1991). Estos autores también observaron un auge en la prevalencia e intensidad durante los meses de verano.

Sobre *S. inermis* no se han llevado a cabo ningún estudio sobre variación estacional de la prevalencia o intensidad, aunque algunos autores, como Chubb (1961), conceden un curioso comportamiento estacional a este nematodo debido a que aparecen valores de ocurrencia muy bajos. Moravec (1979) sugirió que este infrecuente o irregular porcentaje de parasitación a lo largo del año está posiblemente influenciado, al menos en parte, por la dinámica estacional de las infestaciones y se inclinó por la hipótesis de que hay una única generación por año que ocurre en septiembre. Posteriormente, Chubb (1982), basándose en el modelo establecido para *S. gordonii* por Álvarez-Pellitero (1979), concluyó que esta especie también podría aparecer con un modelo similar de cinética estacional con dos períodos de infestación; uno en primavera y otro al principio del otoño.

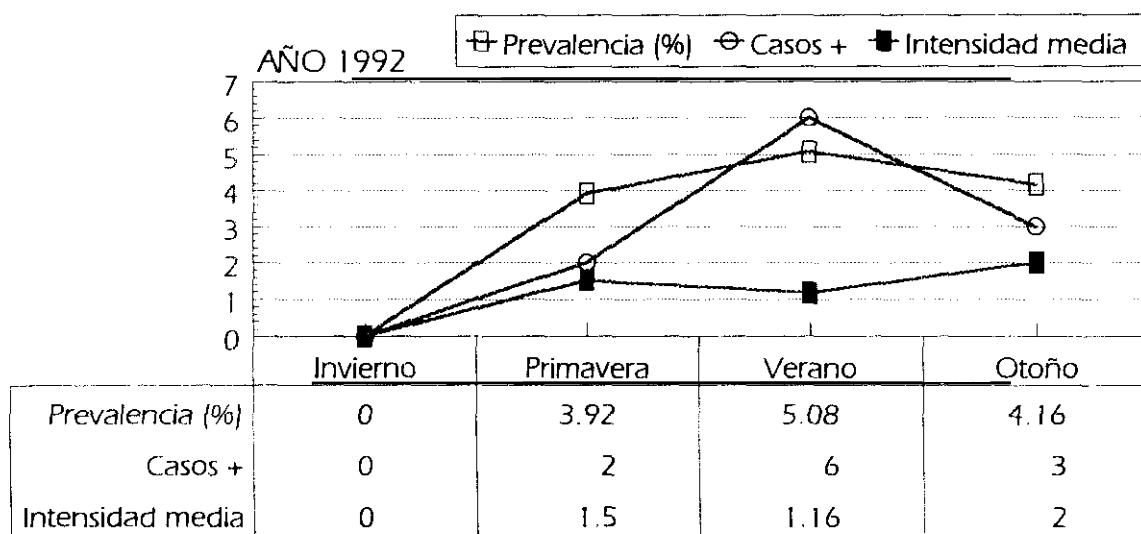
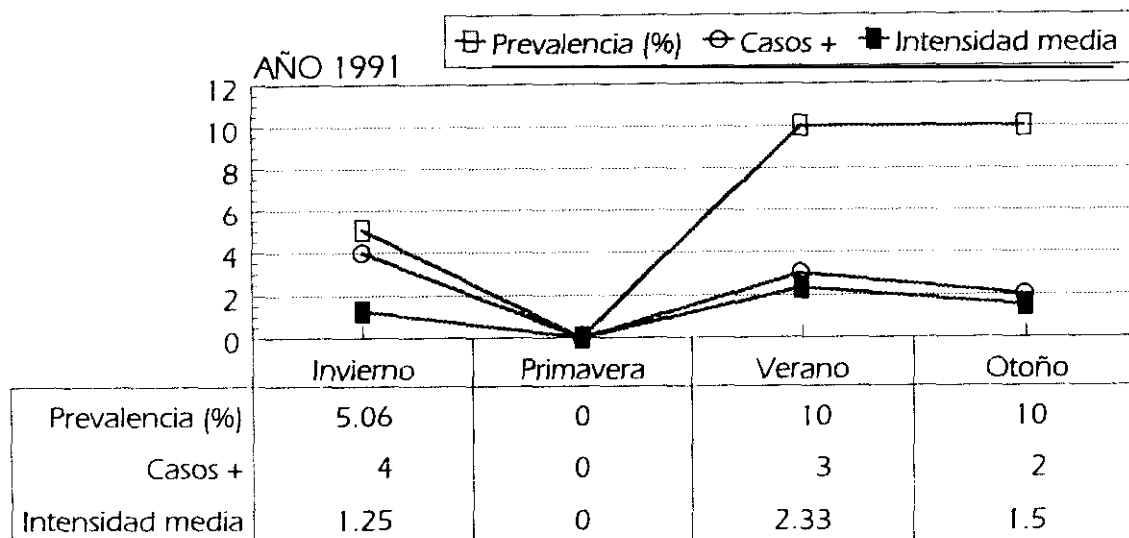
Para intentar determinar el ciclo estacional de las especies parásitas detectadas, hemos realizado un estudio por estaciones climáticas de la prevalencia, número de casos positivos e intensidad media de infestación para cada una de las especies de platelmintos hallada y para cada uno de los años en que fue realizado el presente trabajo.

Los resultados aparecen reflejados desde la Gráfica XVIII a la Gráfica XX. Hay que hacer notar que hemos incluido en invierno los muestreos realizados entre el 21 de diciembre al 20

RESULTADOS

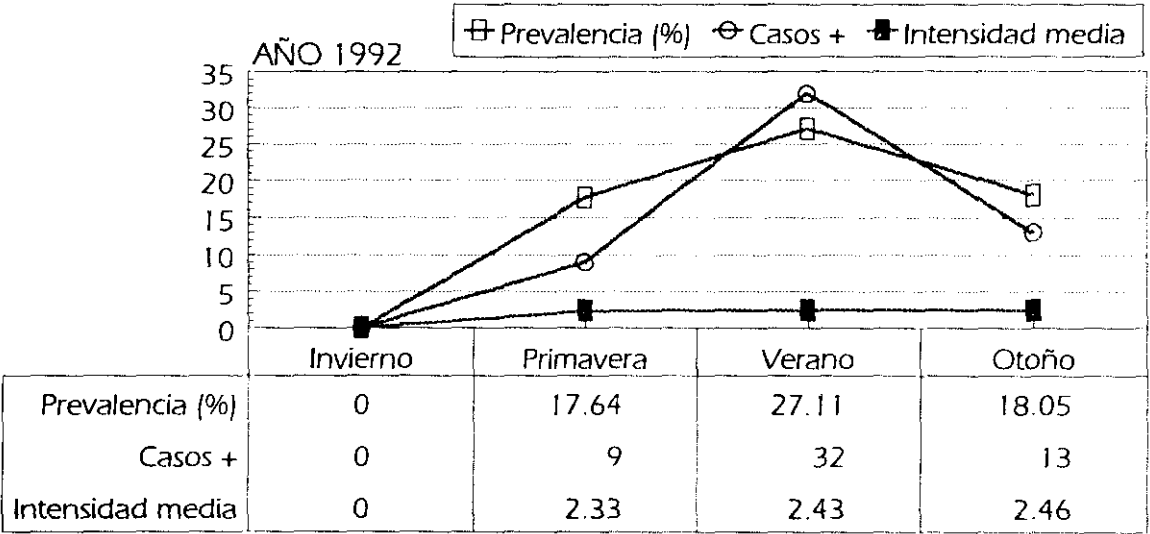
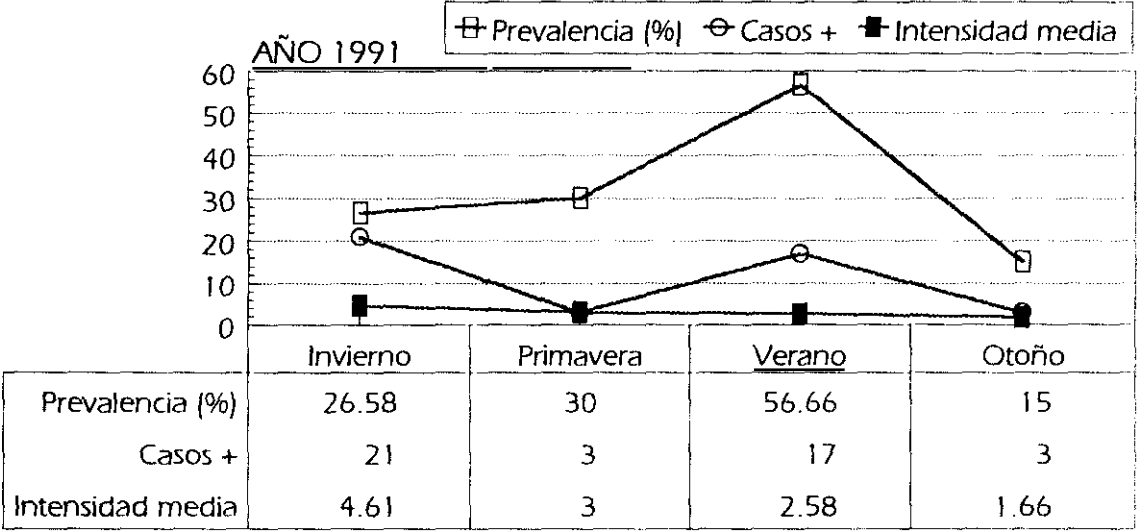
de marzo, en primavera los muestreos que van desde el 21 de marzo al 20 de junio, en verano los muestreos entre el 21 de junio al 20 de septiembre y en otoño los muestreos realizados entre el 21 de septiembre y el 20 de diciembre.

GRÁFICA XVIII

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFESTACIONES POR *Pseudocapillaria tomentosa*

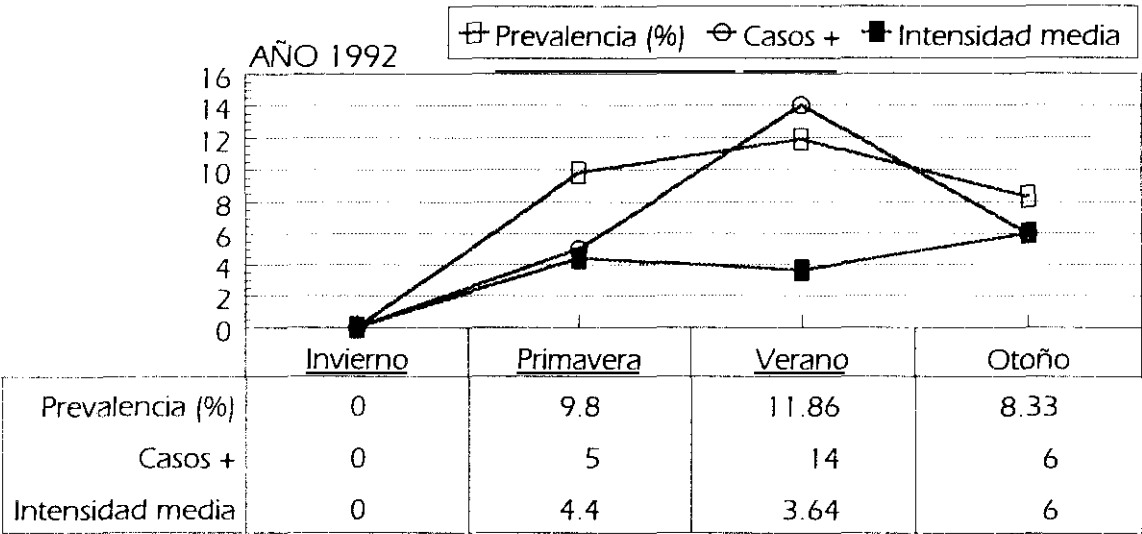
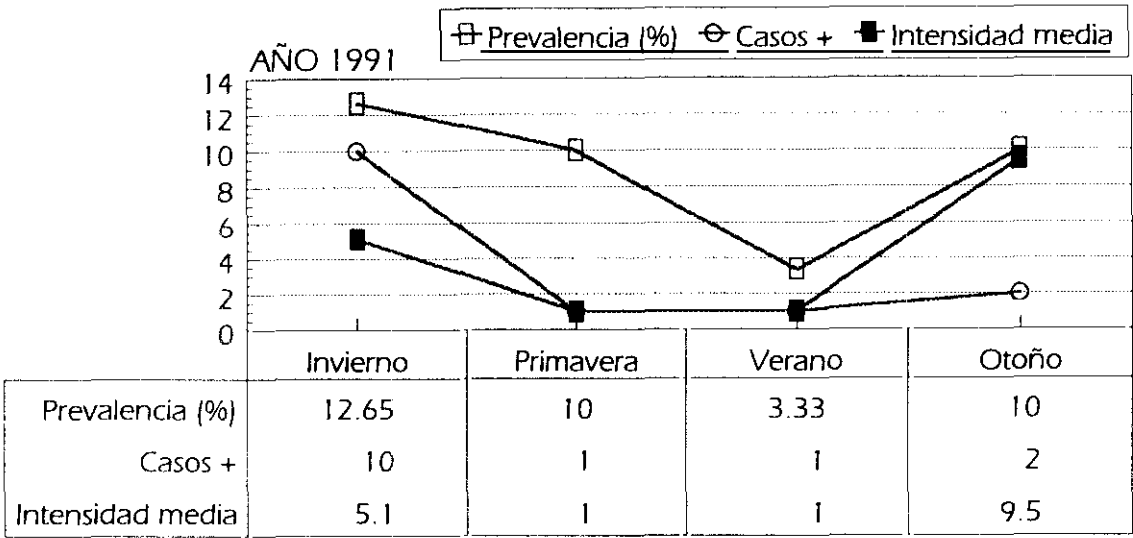
GRÁFICA XIX

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFESTACIONES POR *Paraquimperia tenerrima*



GRÁFICA XX

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFESTACIONES POR *Spinitectus inermis*



4.6.- RESULTADOS DE ACANTOCÉFALOS

4.6.1.- Distribución y porcentajes

Para el estudio de acantocéfalos, se diseccionaron 390 ejemplares de *Anguilla anguilla* procedentes de la mismas localidades de la cuenca del río Esva que en los casos anteriores. La única especie encontrada fue: *Acanthocephalus clavula*.

En la Tabla XL se analiza detalladamente el número de hospedadores recogidos en cada localidad, así como los que resultaron positivos y sus parámetros parasitológicos (prevalencia de parasitación e intensidad de infestación). Hay que destacar que para la intensidad de infestación, en la tabla, se proporciona el rango, entre paréntesis, la media aritmética y la desviación típica.

El número total de acantocéfalos adultos recogidos fue de 167, de los cuales, había 88 ♂♂ y 79 ♀♀.

TABLA XL

PORCENTAJES DE PARASITACIÓN DE *Acanthocephalus clavula*

TRAMO Y MES	Nº ANGUILAS EXAMINADAS	CASOS +	PREVALENCIA DE PARASITACIÓN (%)	INTENSIDAD DE INFESTACIÓN (Rango) $\bar{x} \pm \sigma$
Río Esva (Puente de Canero)				
Febrero 91	18	0	-	-
Febrero 92	10	0	-	-
Mayo 92	25	3	12,00	(2-5) $3 \pm 1,41$
Junio 92	26	7	26,92	(1-4) $1,71 \pm 1,03$
Septiembre 92	61	25	40,98	(1-10) $2,96 \pm 2,52$
Octubre 92	22	2	9,09	(1-2) $1,5 \pm 0,5$
Diciembre 92	20	2	10,00	(1-4) $2,5 \pm 1,5$
Río Esva (Puente de Camberl)				
Febrero 91	14	0	-	-
Río Esva (Puente de Trevías)				
Febrero 91	4	0	-	-
Río Llorín (Brievés)				
Septiembre 92	57	9	15,78	(1-3) $1,66 \pm 0,81$
Río Muñás (Pontigón)				
Enero 91	23	6	26,08	(1-4) $1,83 \pm 1,06$
Marzo 91	20	2	10,00	(1-2) $1,5 \pm 0,5$
Abril 91	10	2	20,00	(2-5) $3,5 \pm 1,5$
Octubre 91	10	0	-	-
Noviembre 91	10	3	30,00	(1-6) $2,66 \pm 2,35$
Noviembre 92	30	5	16,66	(1-6) $3 \pm 2,44$
Río Esva (San Pedro de Paredes)				
Agosto 91	30	3	10,00	(1-3) $2 \pm 0,81$
TOTALES	390	69	17,69	(1-10) $2,44 \pm 1,99$

4.6.2.- Características de la especie de acantocéfalo encontrado

4.6.2.1.- *Acanthocephalus clavula* (Dujardin, 1845) Grabda-Kazubska & Chubb, 1968

Posición taxonómica

Phylum	ACANTHOCEPHALA Rudolphi, 1808
Clase	PALAEACANTHOCEPHALA Meyer, 1931
Orden	ECHINORHYNCHIDA Southwell & MacFie, 1925
Familia	ECHINORHYNCHIDAE Cobbold, 1876
Género	<i>Acanthocephalus</i> Koelreuther, 1771

Descripción

a) Morfología general

Equinorínquido, con cuerpo subcilíndrico, de tamaño mediano y que presenta una coloración que torna, dependiendo del ejemplar, del blanco marfil al amarillo. La probóscide varía en forma entre cilíndrica y oval, presentando hileras longitudinales de ganchos regularmente alternas. El tamaño de los ganchos es mayor en las filas de la mitad de la probóscide que en los extremos. Todos los ganchos presentan una raíz que se encuentra anclada en una pared muscular delgada por debajo del tegumento, aunque en las últimas hileras de ganchos, la raíz se reduce e incluso desaparece. El número de ganchos por hilera es de 9 a 11.

A continuación de la probóscide aparece un cuello corto y no espinoso, que une la probóscide con el metasoma. Fijos a la región del cuello hay dos lemniscos alargados, que no sobrepasan la longitud del receptáculo de la probóscide.

Los músculos retractores de la probóscide atraviesan la terminación posterior del receptáculo. Cerca del extremo posterior del receptáculo de la probóscide aparece el ganglio cerebroideo. El receptáculo presenta una doble pared.

El resto del cuerpo, posterior al cuello, no presenta espinas ni pseudosegmentación. Núcleos hipodérmicos fragmentados, numerosos, ocasionalmente restringidos a la mitad anterior del tronco.

b) Macho

De tamaño menor que las hembras, presenta una probóscide con 16 a 18 filas de ganchos, aunque, en algunos casos excepcionales, pudimos contar hasta 20 filas.

Dentro del saco ligamentario presenta dos testículos casi iguales, uno anterior y otro posterior, cada uno de los cuales con un conducto deferente, que se anastomosan en un conducto eyaculador común o eferente, que termina en un pequeño pene evaginable.

Presenta seis glándulas del cemento compactas y separadas, de forma redonda u oval, que se comunican, a través de un conducto, con el reservorio del cemento, en donde se almacena el cemento copulatorio hasta que sucede la copula.

La bolsa copulatrix es una especialización distal de la pared del cuerpo con forma de campana invaginable. Fijo a la base de la bolsa se encuentra el saco de Saeftingen de naturaleza muscular.

Los dibujos se corresponden con la Lámina XX.

c) Hembra

De tamaño mayor que el macho, presenta una probóscide provista de 16 a 20 filas de ganchos.

Dentro del saco ligamentario, el ovario se fragmenta en esferas ováricas, que aparecen flotando en el interior. Junto con las bolas ováricas y dependiendo del estado de madurez de la hembra pueden aparecer acántores inmaduros y maduros.

La terminación posterior del saco ligamentario se fija a la campana uterina muscular. A continuación aparece el útero y la vagina, que se comunica con el exterior a través del poro genital.

Los huevos son ovales y con un engrosamiento polar en la segunda membrana.

Los dibujos aparecen en la Lámina XXI.

Habitat

Todos los ejemplares de *Acanthocephalus clavula* han sido localizados en el intestino de las anguilas examinadas. La distribución de los ejemplares en el intestino no presentaba ninguna preferencia, apareciendo con parecida frecuencia en la región anterior y posterior.

Medidas

Las mediciones de los diferentes parámetros morfológicos se han efectuado sobre ejemplares montados en Lactofenol de Amman. Los resultados se recogen en las Tablas XLI y XLII.

TABLA XLI

MEDIDAS DE *Acanthocephalus clavula* ♂ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	4,000	6,975	5,387	1,283
Anchura máxima	0,725	0,975	0,793	0,121
Probóscide:				
Longitud	0,717	0,878	0,807	0,075
Anchura máxima	0,222	0,292	0,267	0,031
Ganchos de la probóscide ¹ :				
Distales	0,047 (0,047)	0,050 (0,050)	0,048 (0,048)	0,001 (0,001)
Medios	0,055 (0,055)	0,057 (0,057)	0,055 (0,055)	0,001 (0,001)
Proximales	0,035 (0,035)	0,040 (0,040)	0,038 (0,037)	0,002 (0,002)
Bolsa de la probóscide				
Longitud	0,858	1,272	1,020	0,176
Anchura máxima	0,343	0,424	0,381	0,035
Longitud de los lemniscos	0,424	0,858	0,599	0,228
Longitud del cuello	0,171	0,515	0,285	0,158
Testículo anterior:				
Longitud	0,450	0,757	0,604	0,154
Anchura máxima	0,350	0,595	0,416	0,119
Testículo posterior:				
Longitud	0,565	0,707	0,636	0,070
Anchura máxima	0,383	0,606	0,459	0,100
Bolsa copulatriz:				
Longitud	0,230	0,235	0,231	0,002
Anchura máxima	0,190	0,200	0,195	0,005

Nº de ejemplares medidos: 20

¹ Entre paréntesis aparece la longitud de la raíz de los ganchos de la probóscide

TABLA XLII

MEDIDAS DE *Acanthocephalus clavula* ♀ (mm)

PARÁMETRO	m	M	\bar{x}	σ
Longitud total	5,300	11,325	7,715	2,123
Anchura máxima	0,700	1,225	0,880	0,155
Probóscide:				
Longitud	0,626	1,075	0,878	0,129
Anchura máxima	0,141	0,350	0,279	0,065
Ganchos de la probóscide ¹ :				
Distales	0,050 (0,045)	0,060 (0,060)	0,054 (0,051)	0,004 (0,005)
Medios	0,052 (0,050)	0,065 (0,065)	0,056 (0,055)	0,004 (0,004)
Proximales	0,030 (0,030)	0,045 (0,042)	0,041 (0,037)	0,005 (0,004)
Bolsa de la probóscide				
Longitud	0,828	1,646	1,084	0,240
Anchura máxima	0,242	0,450	0,376	0,063
Longitud de los lemniscos	0,494	0,929	0,709	0,151
Longitud del cuello	0,095	0,353	0,214	0,104
Longitud del útero	0,430	0,650	0,565	0,085
Longitud de la campana uterina	0,205	0,380	0,308	0,069
Diámetro de la vagina	0,060	0,111	0,087	0,020
Huevo:				
Longitud	0,070	0,095	0,082	0,010
Anchura máxima	0,015	0,017	0,015	0,001
Embrión:				
Longitud	0,040	0,055	0,043	0,007
Anchura máxima	0,010	0,012	0,011	0,001

Nº de ejemplares medidos: 20

¹ Entre paréntesis aparece la longitud de la raíz de los ganchos de la probóscide

Lámina XX. *Acanthocephalus clavula* ♂

Extremo posterior. Detalle del sistema reproductor

LÁMINA XX

Acanthocephalus clavula ♂

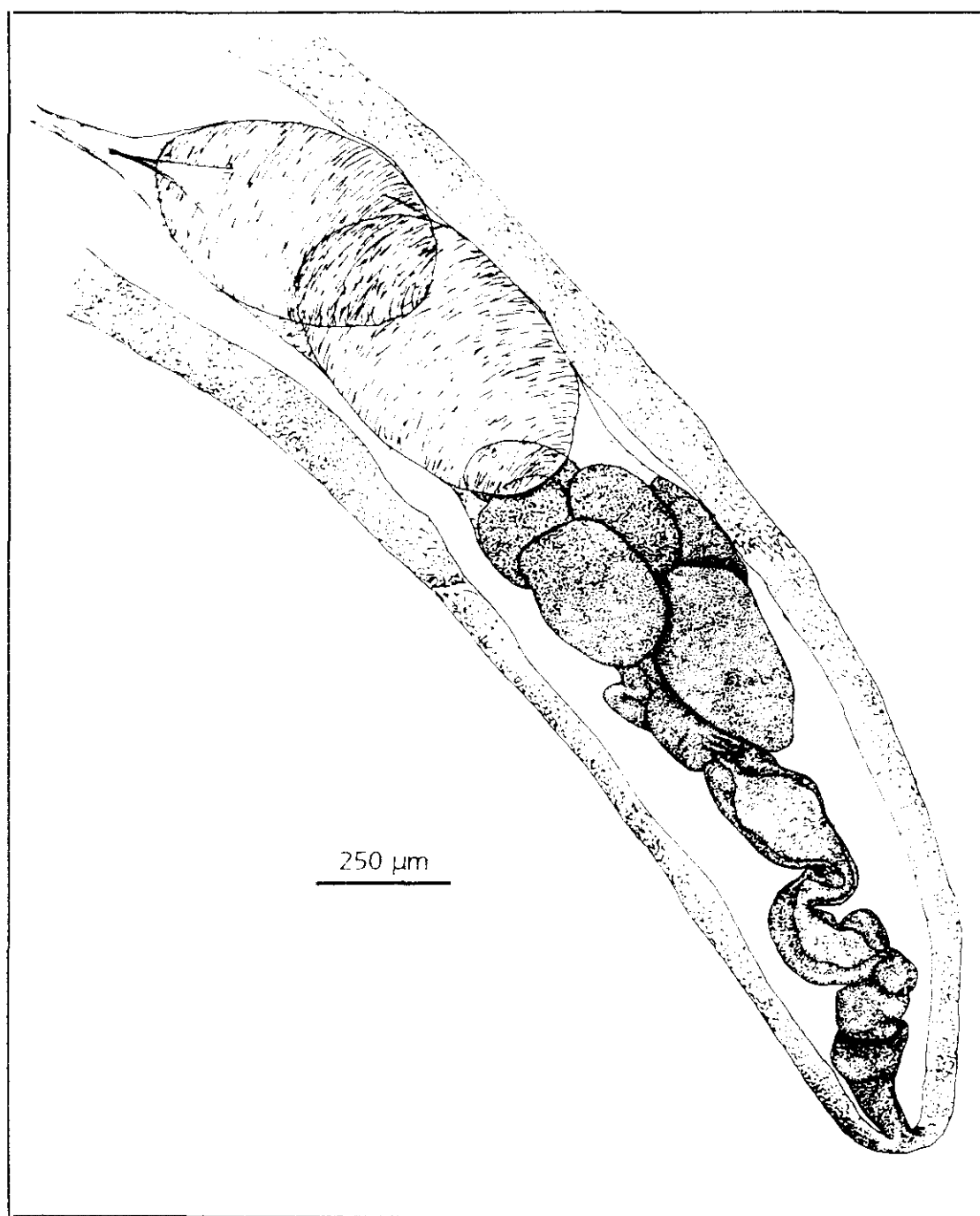


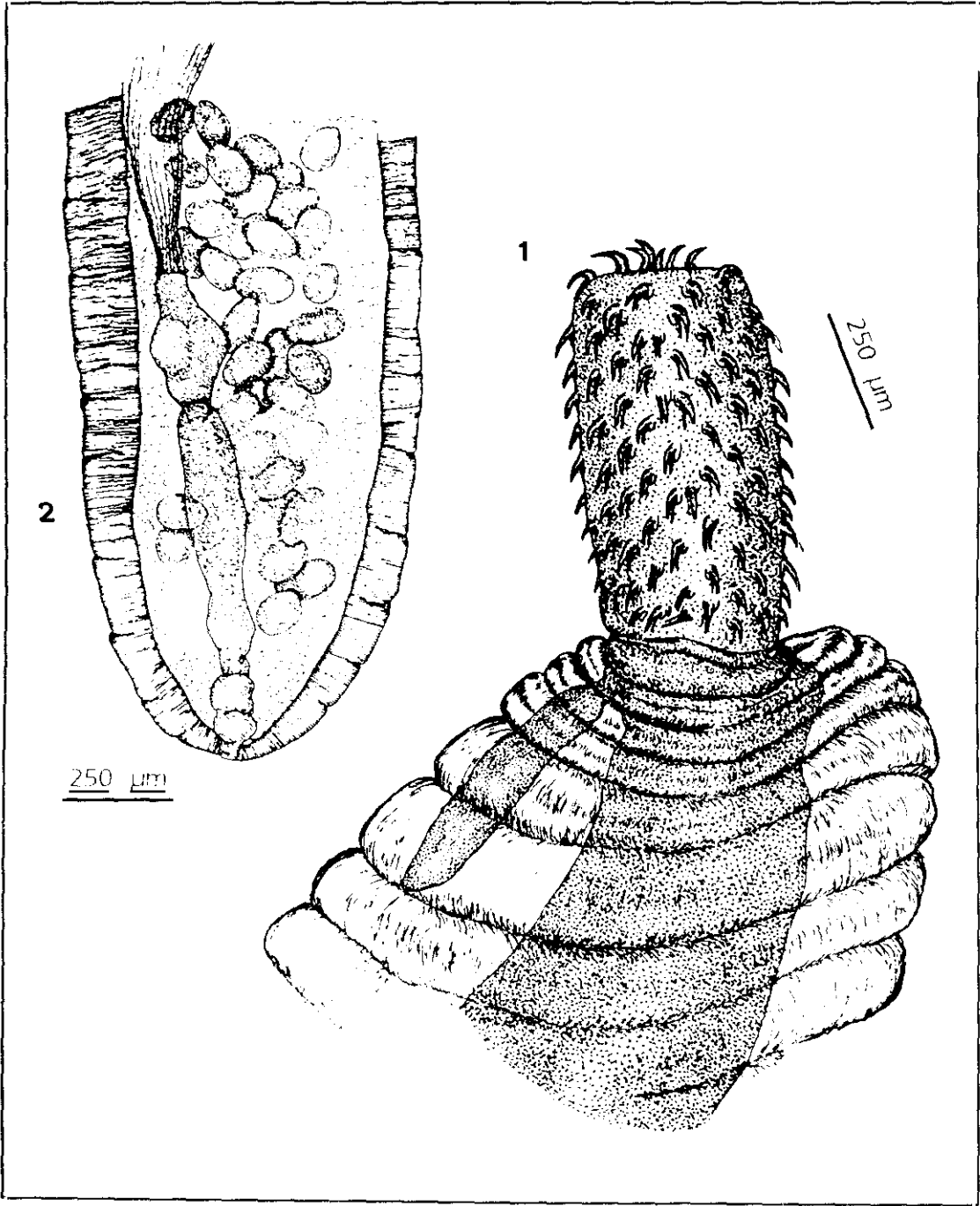
Lámina XXI. *Acanthocephalus clavula* ♀

Figura 1.- Detalle de la probóscide

Figura 2.- Vista del extremo posterior. Sistema reproductor

LÁMINA XXI

Acanthocephalus clavula ♀



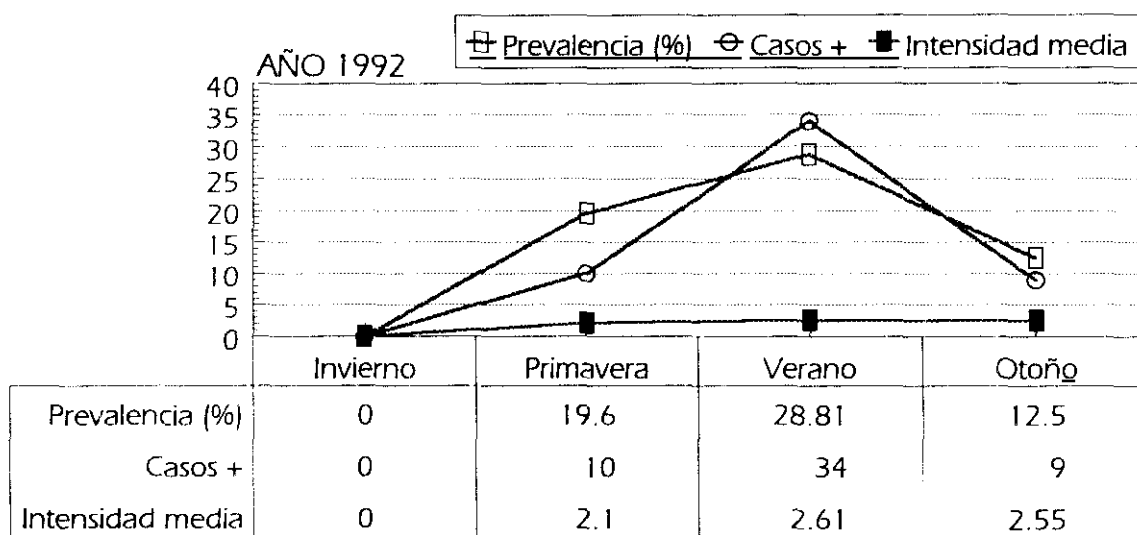
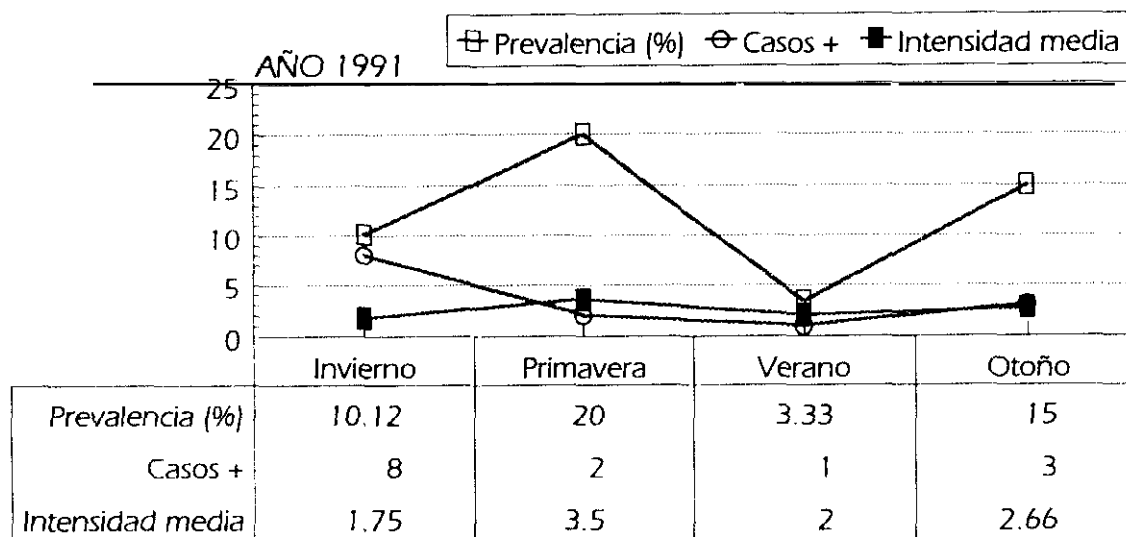
4.6.3.- Variaciones estacionales

La distribución y estacionalidad de los parásitos está influenciada en gran parte por factores climáticos. El clima afecta esta distribución, bien indirectamente, a través de factores bióticos, bien directamente, a través de factores abióticos.

Para intentar determinar el ciclo estacional de las especies parásitas detectadas, hemos realizado un estudio por estaciones climáticas de la prevalencia, número de casos positivos e intensidad media de infestación para cada una de las especies de platelmintos hallada y para cada uno de los años en que fue realizado el presente trabajo.

Los resultados aparecen reflejados en la Gráfica XXI. Hay que hacer notar que hemos incluido en invierno los muestreos realizados entre el 21 de diciembre al 20 de marzo, en primavera los muestreos que van desde el 21 de marzo al 20 de junio, en verano los muestreos entre el 21 de junio al 20 de septiembre y en otoño los muestreos realizados entre el 21 de septiembre y el 20 de diciembre.

GRÁFICA XXI

VARIACIONES ESTACIONALES DE LAS INFESTACIONES POR *Acanthocephalus clavula*

DISCUSIÓN

5.- DISCUSIÓN

5.1.- DISCUSIÓN SOBRE PROTOZOOS

5.1.1.- Sobre *Trypanosoma granulosum*

Tres especies pertenecientes al género *Trypanosoma* han sido descritas, hasta el momento, como hemoparásitos de *Anguilla* spp.: *T. granulosum*, *T. burresoni* y *T. anguillicola*, recogidas en los trabajos de Leveran & Mesnil, 1902, Johnston & Cleland, 1910 y Jones & Woo, 1993. Además de estas tres especies, Ogawa & Uegaki (1923) reportaron otra especie sin nominar en *A. mauritiana* de Taiwan.

Las diferencias que se establecen entre estas especies se basan, fundamentalmente, en la presencia o no de pleomorfismo y en las características morfológicas del tripomastigote que aparece en el hospedador vertebrado.

La especie de tripanosoma hallada por nosotros, en los exámenes parasitológicos de sangre, presentaba un pleomorfismo acusado, con variaciones en el tamaño que oscilaban entre los 27 μm y los 75 μm . *T. anguillicola* y *T. burresoni* difieren, entonces, de la especie encontrada por ser dos especies monomórficas y, por otra parte, de menor tamaño. Asimismo, estas dos especies nunca han sido citadas en *A. anguilla*.

Por lo contrario, *T. granulosum* es una especie pleomórfica y parásita específica de *A. anguilla* (Koie, 1988a). La comparación de nuestros datos y los tomados de diferentes autores (Leveran & Mesnil, 1902; Bykxosvskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964; Eiras, 1988; Jones & Woo, 1993) revelan algunas diferencias. La longitud del cuerpo celular es mayor a la mostrada por Leveran & Mesnil (1902) en su descripción original y Jones & Wood (1993). En cuanto a la longitud del flagelo y la distancia del núcleo al extremo anterior, las diferencias aparecen con las medidas obtenidas por Bykxosvskaya-Pavlovskaya *et al.* (1964).

Estas diferencias morfométricas con algunos autores pueden ser debidas, entre otras razones, al número de ejemplares estudiados, ya que en el caso de la descripción original fueron sólo tres, o al tipo de fijación o tinción usada. Sin embargo, las características morfológicas fueron semejantes en todos los casos.

TABLA XLIII

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Trypanosoma* spp. DESCRITAS
EN *Anguilla* spp. CON NUESTROS RESULTADOS**

CARÁCTER	<i>T. granulosum</i> (Presente estudio)	<i>T. burresoni</i> (Jones & Woo, 1993) ¹	<i>T. anguillicola</i> (Johnston & Cleland, 1910) ¹
Nº de protozoos	30	50	
Forma	Pleomórfica	Monomórfica	Monomórfica
Localización	Sangre	Sangre	Sangre
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. rostrata</i>	<i>A. mauritiana</i> <i>A. reinhardti</i>
Longitud	27-75 (49,33)	32,8-44,8 (38,6)	33
Anchura máxima	2-4 (2,43)	2,0-4,0 (2,7)	
Long. memb. ondulante	25-73 (47,46)		
Longitud del flagelo	11-29 (18,83)	10,1-16,8 (13,8)	3,3-7,0
Núcleo:			
Longitud	2-6 (3,83)		
Anchura	1-3 (2,00)		
Dist. kinet.-ext. post.	0-6 (1,83)	2,0-4,9 (3,8)	1,5
Dist. kinet.-núcleo	10-34 (20,30)	18,0-28,8 (23,7)	
Dist. núcleo-ext. ant.	11-49 (27,20)	8,4-14,3 (11,1)	

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Descripción original

TABLA XLIV

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Trypanosoma granulosum* EN
Anguilla anguilla CON NUESTROS RESULTADOS**

CARÁCTER		a	b	c	d
Nº de protozoos	30	3		47	50
Forma	Pleomórfica	Pleomórfica	Pleomórfica	Pleomórfica	Pleomórfica
Localización	Sangre	Sangre	Sangre	Sangre	Sangre
Longitud	27-75 (49,33)	31-55	25-70	32-76 (49,80)	14,2-54,8 (28,3)
Anchura máxima	2-4 (2,43)	2,5-3,0	2,0-3,8	2,0-2,8 (2,32)	1,8-3,7 (2,5)
Long. memb. ondulante	25-73 (47,46)				
Longitud del flagelo	11-29 (18,83)	13-30	12-16	20-33 (23,00)	7,5-19,7 (12,5)
Núcleo:					
Longitud	2-6 (3,83)		3-5	2,5-5,6 (4,08)	
Anchura	1-3 (2,00)		2,5	1,25-2,50 (1,53)	
Dist. kinet.-ext. post.	0-6 (1,83)		1,2-1,5	1,25-4,75 (2,10)	0,6-4,0 (1,6)
Dist. kinet.-núcleo	10-34 (20,30)			14,7-28,7 (20,40)	6,0-23,1 (13,0)
Dist. núcleo-ext. ant.	11-49 (27,20)		17-19	12,5-44,0 (27,48)	6,7-31,7 (8,4)

Todas las medidas aparecen en μm

a.- Leveran & Mesnil (1902). Descripción original

b.- Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.* (1964)

c.- Eiras (1988)

d.- Jones & Woo (1993)

A pesar de estas pequeñas diferencias, podemos asegurar que la especie localizada en la sangre de las anguillas examinadas se trata de *T. granulosum*.

En la Tabla XLIII se ofrece la comparación de nuestros resultados con *Trypanosoma* spp., mientras que en la Tabla XLIV, son cotejados con los ejemplares obtenidos en otros estudios de la misma especie.

En cuanto al polimorfismo que muestra esta especie, estamos en desacuerdo con la idea de França (1907), que separa dos variedades de la misma, la forma *parva* y *magna*. La forma *parva* es corta, con un pequeño flagelo y con pocas inclusiones citoplasmáticas. La forma *magna* es de mayor longitud, con un flagelo bien desarrollado y con numerosas inclusiones.

Nosotros no distinguimos estas dos variedades. Lo que sí encontramos fue una sucesión de tamaños con la misma estructura citológica que, de acuerdo con Minchin (1909), puede ser debido a la presencia en la sangre de varios estados de crecimiento. Aunque también es posible, que estas diferencias sean causa de infecciones separadas en el tiempo por parte del vector, como han sugerido Khan (1976) y Letch (1980).

Respecto a la variación estacional, *T. granulosum* apareció con un porcentaje de parasitación elevado en todos los meses y tramos en que se realizaron los muestreos. La prevalencia estacional ha variado entre el 80% de primavera y el 96,66% del verano del año 1991, y entre el 93,22% del verano y el 100% del invierno y de la primavera del año 1992.

Según estos resultados, no observamos que la prevalencia presente un modelo que dependa de factores inducidos por las estaciones climáticas, lo cual se corresponde con los únicos datos que tenemos sobre el ciclo estacional de la prevalencia de *T. granulosum* en la anguila europea. Saraiva (1994) observó que este tripanosoma aparecía en todos los meses de los años 1988 y 1989 en que se realizaron los muestreos en el río Ave al norte de Portugal. La prevalencia variaba entre 78,6 y el 100% en 1988 y entre el 75% y el 100% en el año 1989.

5.1.2.- Sobre *Epieimeria anguillae*

Tras consultar la literatura científica, entre los que destacan los trabajos de Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.* (1964), Pellérdy (1974), Molnár & Rhode (1988), Lom & Dyková (1992) y Davies & Ball (1993), dos eimeriidos han sido citados, hasta el momento, en

el tracto digestivo de *Anguilla* spp.: *Epieimeria anguillae* y *Eimeria variabilis*. Junto a estas dos, Molnár & Rhode (1988) reseñaron una especie del género *Goussia* sin nominar en *A. australis* y *A. reinhardti* de Australia.

Los ooquistes localizados en la mucosa intestinal presentaban una forma esférica o subesférica de 10,55 µm de diámetro medio, con esporocistos elipsoidales y hexagonales en sección transversal. La pared del esporocisto muestra en posición apical un collar denominado cuerpo de Stieda. La presencia de éste, deshecha la posibilidad de pertenecer al género *Goussia* (Lom & Dyková, 1992). Los esporozoitos, de aspecto vermiforme, aparecían acompañados de un pequeño residuo esporocístico de aspecto globular.

Según estos caracteres, nuestra especie difiere de *E. variabilis* por ser de menor tamaño (9-12 µm) y porque presenta un residuo esporocístico. En cambio, al compararla con las descripciones efectuadas por distintos autores de *E. anguillae* (Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.*, 1964; Pellérdy, 1974; Hine, 1975a; Molnár & Rhode, 1988), observamos que nuestra especie se aproxima a las dadas por éstos.

En base al resultado de las comparaciones morfométricas efectuadas, podemos afirmar, que los ooquistes localizados en el tracto digestivo de las anguilas necropsadas, pertenecen a la especie *E. anguillae*.

En las Tablas XLV y XLVI, resumimos la comparación realizada entre nuestros ejemplares con los eimeriidos descritos en *Anguilla* spp. y con otros estudios de *E. anguillae*.

En cuanto a las variaciones estacionales, observamos que el comportamiento de la prevalencia es muy parecida en los dos años. *E. anguillae* no está presente en el hospedador definitivo durante los meses del invierno. Los máximos en los porcentajes de infección tienen lugar en otoño de 1991 y en primavera y verano de 1992, aunque no existen descensos bruscos en el resto de las estaciones, si exceptuamos, claro, el invierno.

Nuestros resultados demuestran que este parásito no manifiesta, en los tramos de estudio, ciclos estacionales bien definidos de prevalencia, lo cual se corresponde con los escasos datos observados en la bibliografía consultada sobre estacionalidad en la prevalencia de los coccidios de peces. Solangi & Overstreet (1980) encontró todos los ejemplares de *Fundulus grandis* examinados entre 1977 y 1979 infectados con *Eimeria funduli* a pesar de que los hospedadores fueron recogidos en diferentes meses. Por otro lado, Odense & Logan (1976) observaron un máximo en la prevalencia de *Eimeria gadi* en *Melanogrammus*

TABLA XLV

COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE EIMERIIDOS DESCRITOS EN
Anguilla spp. CON NUESTROS RESULTADOS

CARÁCTER	<i>Epieimeria anguillae</i> (Presente estudio)	<i>Eimeria variabilis</i> (Davies, 1978)	<i>Goussia</i> sp. (Molnár & Rohde, 1988)
Nº de protozoos	20		50
Forma	Esférica	Subesférica	Elipsoidal
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. australis</i> <i>A. reinhardti</i>
Localización	Intestino	Intestino	Intestino
Ooquiste:			
Longitud	9-12 (10,55)	13,3	21,0-23,5 (22,2)
Anchura	9-12 (10,45)		16,0-17,6 (16,8)
Cuerpo de Stieda	Presente	Presente	Ausente
Esporocisto:			
Longitud	5-8 (6,75)	8,8	8,4-8,8 (8,6)
Anchura	3-5 (4,15)	5,2	6,7-7,1 (6,8)
Sección	Hexagonal		
Residuo esporocístico	Globular	Ausente	Globular
Esporozoito:			
Longitud	4-7 (5,4)		7,6-8,0 (7,8)
Anchura	2		2,5-2,9 (2,7)

Todas las medidas aparecen en μm

TABLA XLVI

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Epieimeria anguillae* EN
Anguilla spp. CON NUESTROS RESULTADOS**

CARÁCTER		a	b	c	d
Nº de protozoos	20				
Forma	Esférica	Esférica	Esférica	Esférica	Esférica
Localización	Intestino	Intestino	Intestino	Intestino Ciego pilórico	Intestino Ciego pilórico Estómago
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. australis</i> <i>A. reinhardti</i>	<i>A. anguilla</i>
Ooquiste:					
Longitud	9-12 (10,55)	10	10	9,6-12,8	9-10
Anchura	9-12 (10,45)	10	10	9,6-12,8	
Cuerpo de Stieda	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente
Esporocisto:					
Longitud	5-8 (6,75)	8	8	7-8	
Anchura	3-5 (4,15)	5	5	4-5	
Sección	Hexagonal	Hexagonal	Hexagonal	Hexagonal	Hexagonal
Residuo esporocístico	Globular	Globular	Globular	Globular	Globular
Esporozoito:					
Longitud	4-7 (5,4)				
Anchura	2				

Todas las medidas aparecen en μm

a.- Léger & Hollande (1922). Descripción original

b.- Pellérdy (1974)

c.- Hine (1975)

d.- Molnár & Baska (1986)

aeglefinus en otoño. En el caso de *Eimeria subepithelialis*, las infecciones más importantes en la pared intestinal de la carpa se producen en primavera (Marincek, 1978). Alvarez Pellitero & González Lanza (1986) estudiaron la dinámica estacional de *Eimeria leucisci* en *Barbus bocagei* y *Eimeria baueri* en *Carassius carassius* sin encontrar un modelo claro en el comportamiento de la prevalencia al respecto.

5.1.3.- Sobre *Octosporella* sp.

Tras examinar toda la bibliografía disponible, entre la que destaca los trabajos generales de Pellérdy (1974), Lom & Dyková (1992) y Davies & Ball (1993), no se ha encontrado ninguna especie perteneciente al género *Octosporella* parásita de *Anguilla anguilla*.

De las seis especies descritas hasta el momento dentro del género, tres son parásitas de peces: *O. opeongoensis* Li & Desser, 1985, *O. notropis* Li & Desser, 1985 y *O. sasajewunensis* Li & Desser, 1985. Todas éstas han sido aisladas de ciprínidos, *Notropis cornutus* y *Notemigonus crysoleucas*, capturados en el lago Ontario en Canada.

En la Tabla XLVII comparamos las descripciones de los ooquistes de estas tres especies con nuestro ejemplar.

Como se puede observar en la tabla, el ooquiste hallado no presenta ninguna similitud morfológica con los ooquistes de las tres especies descritas hasta el momento. *O. notropis*, además, es de mayor tamaño (19-21,5 µm). *O. opeongoensis*, aunque de parecidas medidas, muestra unos esporocistos de forma esbelta, de extremos redondeados y con estriaciones paralelas en la pared. *O. sasajewunensis* presenta esporocistos con una doble morfología variable entre alargada y rechoncha, ésta última menos frecuente según el autor. Asimismo, esta especie presenta un típico residuo ooquístico consistente en unos pocos gránulos muy esparcidos. Por tanto y teniendo en cuenta estas diferencias, concluimos que *Octosporella* sp. posiblemente se trate de una nueva especie.

Junto con el hallazgo de *O. mabuiae* en un lagarto de la India por Ray & Raghavachari en 1942, que supuso el establecimiento del género *Octosporella*, este ejemplar representa la segunda cita en el continente euroasiático y la primera vez que se aísla en peces fuera de la región neártica.

TABLA XLVII

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Octosporella* spp. CON
NUESTROS RESULTADOS**

CARÁCTER	<i>Octosporella</i> sp. (Presente estudio)	<i>O. opeongoensis</i> (Li & Desser, 1985) ¹	<i>O. notropis</i> (Li & Desser, 1985) ¹	<i>O. sasajewunensis</i> (Li & Desser, 1985) ¹
Nº de protozoos	1	10	10	10
Forma	Esférica	Esférica	Esférica	Esférica
Localización	Intestino posterior	Vejiga gaseosa	Intestino Vejiga gaseosa Bazo	Vejiga gaseosa
Hospedador definitivo	<i>Anguilla anguilla</i>	<i>Notemigonus crysoleucas</i>	<i>Notropis cornutus</i>	<i>Notemigonus crysoleucas</i>
País de origen	España	Canadá	Canadá	Canadá
Ooquiste:				
Diámetro	17	15-18 {17,5}	19,0-21,5 {20,0}	15-17 {16,5}
Residuo ooquistico	Ausente	Presente	Presente	Presente
Esporocisto:				
Longitud	5	12,5-14,5 {14,0}	15-19 {16,5}	12,5-14,0 {13,0}
Anchura	4	2,5-4,0 {3,0}	3-5 {4,0}	1,0-2,5 {1,5}
Residuo esporocístico	Presente	Presente	Presente	Presente
Esporozoíto:				
Longitud	4	10-12 {11,0}	10-12 {11,0}	10,0-11,5 {10,5}
Anchura		0,5-1,5 {1,0}	0,5-1,5 {1,0}	0,5 {0,5}

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Descripción original

5.1.4.- Sobre *Ichthyophthirius multifiliis*

Las características morfológicas de los estados histiófagos, trofontes, localizados subepitelialmente en las branquias de las anguilas parasitadas coinciden con los descritos para *Ichthyophthirius multifiliis* en la bibliografía consultada. También se describe un cuadro histopatológico similar al observado.

A la vista de estos resultados podemos afirmar que se trata del ciliado holotrico *Ichthyophthirius multifiliis*.

En el año 1991, fueron observados ejemplares de *I. multifiliis* únicamente en el mes de febrero, mientras que en 1992 apenas fueron detectados ciliados en los meses de mayo, junio y octubre. Las prevalencias más elevadas se correspondieron al invierno de 1991 y a la primavera de 1992.

Estos resultados no nos permiten establecer una dinámica estacional para la prevalencia de la ichthyophthiriosis en la anguila de la cuenca del río Esva.

5.1.5.- Sobre *Myxidium giardi*

Basándonos en la forma, longitud de las esporas, número de estriaciones, localización preferencial y en la especie de anguila que actúa como hospedador definitivo, hemos considerado que los ejemplares del género *Myxidium*, localizados en branquias, hígado, riñón y tracto digestivo de las anguilas necropsadas en este estudio, pertenecen a la especie *M. giardi*.

En la Tabla XLVIII comparamos nuestros ejemplares y las diferentes especies de *Myxidium* citadas como parásitas de *Anguilla* spp., utilizando las características métricas y morfológicas, que a nuestro juicio, tienen un valor discriminatorio.

Nuestros ejemplares muestran algunas similitudes con varias especies señaladas en la tabla, especialmente con *M. matsuii*, pero sin ajustarse al conjunto de la descripción. *M. matsuii* difiere en que presenta un número menor de estriaciones valvares, su distribución se reduce a Japón y parasita a la anguila *A. japonica*.

Hemos comprobado que la identificación de la especie *Myxidium giardi* en base únicamente de parámetros morfométricos presenta algunos problemas, ya que las esporas

TABLA XLVIII

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxidium* spp. DESCRITAS EN
Anguilla spp. CON NUESTROS RESULTADOS (I)**

CARÁCTER	<i>M. giardi</i> (Presente estudio)	<i>M. uchiyamae</i> (Fujita, 1927) ¹	<i>M. lentiforme</i> (Fujita, 1927) ¹
Nº de protozoos	20		
Forma	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme
Localización	Branquias Hígado Riñón C. urinarios Tracto digestivo	Riñón	Riñón
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. japonica</i>	<i>A. japonica</i>
País de origen	España	Japón	Japón
Espora:			
Longitud	13-16 (14,70)	13,5	19,0
Anchura	7-9 (8,05)	8,0	5,0
Razón longitud/anchura	1:0,54		
Nº de estriaciones	10-11	0	0
Cápsulas polares I y II:			
Longitud	4-5 (4,80)	6,5	4,0
Anchura	2-4 (3,20)		
Filamento polar:			
Nº vueltas	4-5		

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Descripción original

TABLA XLVIII

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxidium* spp. DESCRITAS EN
Anguilla spp. CON NUESTROS RESULTADOS (II)**

CARÁCTER	<i>M. giardi</i> (Presente estudio)	<i>M. matsuii</i> (Fujita, 1929) ¹	<i>M. truttae</i> (Bohl, 1968)
Nº de protozoos	20		
Forma	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme
Localización	Branquias Hígado Riñón C. urinarios Tracto digestivo	Dermis	Branquias V. biliar Tracto digestivo
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. japonica</i>	<i>A. anguilla</i>
País de origen	España	Japón	Alemania
Espora:			
Longitud	13-16 (14,70)	13,5	19,0
Anchura	7-9 (8,05)	8,0	5,0
Razón longitud/anchura	1:0,54		
Nº de estriaciones	10-11	0	0
Cápsulas polares I y II:			
Longitud	4-5 (4,80)	6,5	4,0
Anchura	2-4 (3,20)		
Filamento polar:			
Nº vueltas	4-5		

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Descripción original

TABLA XLVIII

COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxidium* spp. DESCRITAS EN
Anguilla spp. CON NUESTROS RESULTADOS (y III)

CARÁCTER	<i>M. giardi</i> (Presente estudio)	<i>M. acinum</i> (Hine, 1975b) [†]	<i>M. durum</i> (Hine, 1980a) [†]	<i>M. mindanaoensis</i> (Hine, 1980a) [†]
Nº de protozoos	20		93	55
Forma	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme	Arqueada
Localización	Branquias Hígado Riñón C. urinarios Tracto digestivo	Branquias	Branquias	Branquias
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. australis</i> <i>A. dieffenbachii</i>	<i>A. australis</i>	<i>A. bicolor pacifica</i>
Pais de origen	España	Nueva Zelanda	Australia	Filipinas
Espora:				
Longitud	13-16 (14,70)	5,1-5,8	6,5-8,0 (7,6)	5,5-6,0 (5,8)
Anchura	7-9 (8,05)	2,5-3,9	3,5-4,5 (4,0)	3,0-4,0 (3,4)
Razón longitud/anchura	1:0,54		1:0,53	1:0,59
Nº de estriaciones	10-11	0	14-18	10-14
Cápsulas polares I y II:				
Longitud	4-5 (4,80)	1,2-2,8	3,0-4,0 (3,2)	2,0-2,5 (2,2)
Anchura	2-4 (3,20)		1,5-3,0 (2,3)	1,4-2,0 (1,7)
Filamento polar:				
Nº vueltas	4-5			

Todas las medidas aparecen en µm

[†] Descripción original

muestran variaciones significativas en forma y tamaño, dependiendo del órgano del que procedan. Estas variaciones ya fueron también observadas por otros autores (Komourdjian *et al.*, 1977; Copland, 1979, 1981b; Hine, 1978a, 1979; Landsberg, 1983; Saraiva, 1994).

Hine (1979) sugiere, que además del conjunto de características genéticas inherentes a este mixosporidio, la forma, tamaño y desarrollo de las esporas está fuertemente influenciada por las características bioquímicas y fisiológicas del órgano en que se produce la esporogénesis.

Las medidas que nosotros tomamos fueron realizadas sobre esporas en fresco provenientes de plasmodios quísticos intralamelares, aunque también fueron aisladas esporas de otros órganos.

Como se puede ver en la Tabla XLIX, el tamaño de las esporas es siempre menor al que nosotros encontramos en nuestras anguilas. Los ejemplares de mayor tamaño, con los que hemos comparado, son los que también se localizaron en branquias (Hine, 1980a), pero curiosamente estas anguilas provenían de piscifactorías de Japón. En cuanto a las estriaciones valvares, parece haber una concordancia en el número, que oscila entre 9 y 14. Sin embargo, la esporas musculares descritas por Ghittino (1978) presentaban entre 15 y 17 estriaciones por valva, superior al resto de los ejemplares cotejados.

Resultados parecidos a los anteriores aparecen en la Tabla L, al comparar nuestras esporas de *Myxidium giardi* con las provenientes del mismo órgano, branquias, aunque de especies diferentes de anguilas.

Como demostramos en las tablas, existe un alto grado de variabilidad en la morfología y medidas de las esporas de *Myxidium giardi*. Este polimorfismo podemos explicarlo, al menos en parte, mediante la hipótesis de Hine (1979).

M. giardi apareció en todos los meses y tramos en que se realizaron los muestreos, a excepción de la captura de febrero de 1991 en el puente de Trevías. La prevalencia osciló entre un 48,1% del invierno y un 100% de la primavera de 1991 y entre un 82,22% del verano y un 90,27% del otoño de 1992.

No parece, entonces, que exista un ciclo estacional bien definido de la prevalencia. Estos resultados se asemejan a los obtenidos por Copland (1981b), Koie (1988a) y Saraiva (1994). En todos ellos, el estudio de la dinámica estacional de la prevalencia de *M. giardi* en

TABLA XLIX

COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxidium giardi* EN *Anguilla anguilla* CON NUESTROS RESULTADOS (I)

CARÁCTER		a	b	c	d
Nº de protozoos	20			28	
Forma	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme
Localización	Branquias	Riñón	Branquias Riñón	Músculo	Branquias
País de origen	España	Francia	Rusia	Italia	Gran Bretaña
Espora:					
Longitud	13-16 (14,70)	9,0-10,0	9-15	8,3-10,2	7,2-9,6
Anchura	7-9 (8,05)	5,5-6,0	5-7	4,0-5,2	3,6-4,9
Razón longitud/anchura	1:0,54			1:0,41-1:0,58	1:0,40-1:0,60
Nº de estraciones	10-11	9-11		15-17	
Cápsulas polares I y II:					
Longitud	4-5 (4,80)	3,0-5,0	3-4	3,0-4,5	2,7-4,1
Anchura	2-4 (3,20)	2,0	2	2,0-3,0	2,3-3,3
Filamento polar:					
Nº vueltas	4-5				

Todas las medidas aparecen en μm

- a.- Cépède (1906). Descripción original
b.- Bykhovskaya-Pavlovskaya *et al.* (1964)
c.- Ghittino (1978)
d.- Hine (1980a)

TABLA XLIX
COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxidium giardi* EN *Anguilla anguilla* CON NUESTROS RESULTADOS (y II)

CARÁCTER		e	f	g	h
Nº de protozoos	20	15	13		
Forma	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme
Localización	Branquias	Riñón	Piel	Branquias	Piel Branquias Riñón T. digestivo V. biliar C. urinarios
País de origen	España	Gran Bretaña	Gran Bretaña	Japón	
Espora:					
Longitud	13-16 (14,70)	8,2-9,6	9,3-10,8	9,8-12,0	9,0
Anchura	7-9 (8,05)	4,0-4,8	3,9-5,0	4,0-5,0	5,5
Razón longitud/anchura	1:0,54	1:0,43-1:0,57	1:0,37-1:0,51	1:0,37-1:0,46	
Nº de estriaciones	10-11	12-16	10-14		15
Cápsulas polares I y II:					
Longitud	4-5 (4,80)	3,2-4,2	3,8-4,8	3,9-5,0	3,5
Anchura	2-4 (3,20)	2,2-3,4	2,5-3,4	2,5-3,8	2,0
Filamento polar:					
Nº vueltas	4-5				4-6

Todas las medidas aparecen en µm

e.- Hine (1980a)
f.- Hine (1980a)
g.- Hine (1980a)
h.- Lom & Dyková (1992)

TABLA L

COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxidium giardi* EN *Anguilla* spp. CON NUESTROS RESULTADOS

CARÁCTER		a	b	c	d
Nº de protozoos	20				23
Forma	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme
Localización	Branquias	Branquias	Branquias	Branquias	Branquias
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. japonica</i>	<i>A. australis</i> <i>A. dieffenbachii</i>	<i>A. rostrata</i>	<i>A. mossambica</i>
País de origen	España	Japón	Nueva Zelanda	Canadá	Sudáfrica
Espora:					
Longitud	13-16 (14,70)	9,1	6,4-10,5	8,9-9,1	8,4-10,5
Anchura	7-9 (8,05)	2,8	3,9-4,1	3,9-4,1	4,0-5,8
Razón longitud/anchura	1:0,54				1:0,41-1:0,67
Nº de estriaciones	10-11	11	12-14	12-14	9-13
Cápsulas polares I y II:					
Longitud	4-5 (4,80)	3,5	1,5-4,6		2,4-4,8
Anchura	2-4 (3,20)				2,4-3,6
Filamento polar:					
Nº vueltas	4-5				

Todas las medidas aparecen en µm

a.- Ishii (1915b)

b.- Hine (1975b)

c.- Komourdjian *et al.* (1977)

d.- Hine (1980a)

A. anguilla, tuvo la misma consecuencia. Mientras Koie (1988a) y Saraiva (1994) no dan una explicación a este suceso, Copland (1981b) sugiere que este resultado es debido a que las infecciones son crónicas y se producen muy tempranamente en el ciclo de vida de la anguila, presumiblemente en estado de angula. Con lo que el ciclo del mixosporidio no está sometido a los factores ambientales derivados de las estaciones.

5.1.6.- Sobre *Zschokkella stettinensis*

Esporas en forma elipsoidal en vista sutural y ligeramente fusiforme en vista valvar. Cápsulas polares casi esféricas y de posición subterminal en ambos extremos. Línea sutural en forma de "S". Esporoplasma binucleado. Atendiendo a estas características morfológicas, podemos concluir que los ejemplares celozoicos localizados en la vejiga y conductos urinarios de las anguilas examinadas parasitológicamente pertenecen al género *Zschokkella*.

Como ya indicamos en el apartado de REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA, existe una sola especie del género citada en la anguila europea que es *Z. stettinensis*.

En la Tabla II, comparamos nuestros datos con las descripciones de esta especie por otros autores. Como se puede observar en la tabla, no existen apenas diferencias entre la forma y tamaño de nuestros ejemplares con la descripción original de Wierzbicka (1987). A pesar de ello, el grosor de las esporas es mucho menor en nuestro caso (4-6 μm), frente a los 7,6 a 8 μm obtenidos por Wierzbicka. Esta diferencia suponemos que es debida a la defectuosa orientación del autor al realizar las medidas.

En cambio, sí aparecen diferencias notables con las esporas descritas por Saraiva (1994). Esta autora justifica estas diferencias indicando que las mediciones fueron realizadas sobre preparaciones extemporáneas. Según Lom (1969), en las esporas fijadas, el tamaño disminuye cerca de 4/5 partes. Efectuando esta reducción del tamaño de las medidas de Saraiva (1994), vemos que también se asemejan a las medidas encontradas por Wierzbicka en 1987 y a las nuestras.

Aunque no halla sido citada en la anguila europea, las esporas de *Z. globulosa* presentan una gran semejanza en tamaño con nuestros ejemplares. Pero la posibilidad de que se traten de la misma especie se desprecia al comprobar que *Z. globulosa* esta distribuida entre especies marinas. Además la espora, en plano valvar, es redondeada, de superficie lisa y la línea sutural es mucho más sigmoidea.

TABLA LI

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Zschokkella stettinensis* EN
Anguilla anguilla CON NUESTROS RESULTADOS**

CARÁCTER	<i>Z. stettinensis</i> {Presente estudio}	<i>Z. stettinensis</i> {Wierzbicka, 1987} ¹	<i>Z. stettinensis</i> {Saraiva, 1994}
Nº de protozoos	20	30	
Forma			
Vista sutural	Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme
Vista valvar	Semicircular	Redondeada	Redondeada
Localización	C. urinarios	Vejiga urinaria	Vejiga urinaria
Espora:			
Longitud	10-12 {10,90}	9,6-11,6 {10,53}	12,50-14,34 {13,70}
Anchura	7-8 {7,70}	7,2-10,0 {8,62}	8,75-11,25 {10,20}
Grosor	4-6 {5,00}	7,6-8,0	
Vacuola iodófila	Presente	Presente	Presente
Cápsulas polares I y II:			
Longitud	3-4 {3,05}	3,2-4,4 {3,89}	3,75-5 {4,60}
Anchura	3-4 {3,05}	2,8-4,0 {3,22}	3,75-5 {4,40}
Filamento polar:			
Nº vueltas	4-5	5	5-6

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Descripción original

Concluimos, por tanto, considerando que los ejemplares localizados en la vejiga y conductos urinarios de las anguilas parasitadas pertenecen a la especie *Z. stettinensis*.

En cuanto al ciclo estacional de la prevalencia de esta especie, en el año 1991 hubo un incremento desde el invierno, que marco un mínimo con un 2,53%, hasta el otoño, donde aparece el máximo anual con un 25%. En 1992, los porcentajes de parasitación se mantuvieron constantes en torno al 23% durante las tres primeras estaciones, aunque curiosamente en el otoño se produjo un descenso al 13,88%.

De acuerdo con estos resultados, podemos indicar que *Z. stettinensis* puede parasitar la anguila durante todo el año. Aunque no podemos asegurar que sea significativamente diferente en una determinada estación, excepto en verano que parece que ha habido resultados parecidos en los dos años en que se han llevado a cabo los muestreos.

Saraiva (1994) también observó una prevalencia algo mayor para este mixosporidio en los meses de verano, coincidiendo con los resultados obtenidos por nosotros.

5.1.7.- Sobre *Neomyxobolus* sp.

Atendiendo a las características morfológicas para el género enunciadas por Chen & Hsieh (1960) y de acuerdo con la clave de los géneros de mixosporidios parásitos de peces propuesto por Lom & Dyková (1992), las esporas aisladas del sistema excretor y tracto digestivo posterior, se corresponden con una especie perteneciente al género *Neomyxobolus*.

En la revisión de la bibliografía sobre el género *Neomyxobolus*, no se ha encontrado citada ninguna especie parásita de *Anguilla anguilla* ni de otra especie del género *Anguilla*.

Las especies de *Neomyxobolus* parásitas del sistema excretor o tracto digestivo y con características morfométricas semejantes a los ejemplares aislados son: *N. ophiocephalus* y *N. olae*. En la Tabla III, se comparan nuestros ejemplares con las descripciones de estas dos especies.

Como se muestra en la tabla, *N. ophiocephalus* se ha observado únicamente en *Ophiocephalus maculatus* y presentan, además, esporas de mayor tamaño y triangulares en vista valvar. Las cápsulas polares son también mayores y en el esporoplasma se puede visualizar una vacuola iodófila, por otro lado ausente en nuestros ejemplares.

TABLA LII

COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Neomyxobolus* spp. CON NUESTROS RESULTADOS

CARÁCTER	<i>Neomyxobolus</i> sp. (Presente estudio)	<i>N. ophiocephalus</i> (Chen & Hsieh, 1960) ¹	<i>N. olae</i> (Miroshnichenko, 1981) ¹
Nº de protozoos	20	100	
Forma			
Vista sutural	Ovoide	Elipsoidal	Ovoide
Vista valvar	Semicircular	Triangular	Semicircular
Localización	C. urinarios Intestino	Riñón	Vejiga urinaria
Hospedador definitivo	<i>Anguilla anguilla</i>	<i>Ophiocephalus maculatus</i>	<i>Phoxinus phoxinus</i>
País de origen	España	China	Ucrania
Espora:			
Longitud	5-6 (5.57)	7,4-10,7 (9.5)	6,2
Anchura	6-7 (6.20)	8,0-11,9 (10.9)	9,7
Grosor	4-5 (4.84)	6,0-7,7 (7.2)	
Superficie	Anillada	Anillada	Anillada
Vacuola iodófila		Presente	
Cápsulas polares I y II:			
Longitud	2	3,6-4,7 (4.3)	3,5
Anchura	2	3,6-4,7 (4.3)	3,5
Forma	Esférica	Esférica	Esférica

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Descripción original

N. olae, aunque de menor tamaño que *N. ophiocephali*, sigue siendo mayor que las esporas descritas en el presente trabajo. Las cápsulas polares son también mayores.

En vista de las marcadas diferencias con respecto a estas dos especies, y a la otra especie descrita perteneciente a este género, los ejemplares localizados en la anguila pueden considerarse, presumiblemente, como especie nueva.

Los ejemplares de *Neomyxobolus* fueron aislados en 1991 sólo en verano, con un porcentaje de parasitación del 30%. En 1992, muestra una prevalencia elevada en invierno, del 20%, y en verano, del 17,79%. Estos resultados no parecen significar que la prevalencia se ajuste a un ciclo estacional a lo largo del año.

Puesto que esta especie ha sido descrita por nosotros como nueva, nuestros resultados son los primeros datos en cuanto a sus variaciones estacionales.

5.1.8.- Sobre *Hoferellus gilsoni*

Tanto en cuanto que *H. gilsoni* es la única especie del género *Hoferellus* citada en la anguila europea y tras comparar en la Tabla III nuestros datos con la descripción original y con las descripciones de Lom *et al.* (1986b) y Saraiva (1994), podemos concluir que nuestros ejemplares pertenecen a esta misma especie.

En cuanto a las variaciones estacionales, en 1991 la prevalencia alcanzó un máximo en verano con un 26,66%, siendo en otoño del 10% y de porcentaje muy bajo en el resto del año. En cambio, en 1992, los valores de la prevalencia no oscilaron de forma brusca, manteniéndose en torno al 20%. Curiosamente en este año la prevalencia fue máxima en primavera con un 29,41%. El mínimo valor se registró en otoño con un 16,66%.

En vista de estos resultados, no podemos indicar que la prevalencia se ajuste a un ciclo estacional, ya que esta especie aparece a lo largo del año con porcentajes poco significativos. Saraiva (1994) encontró este parásito, también a lo largo de todo año, aunque la prevalencia manifestaba un valor superior en primavera.

5.1.9.- Sobre *Myxobolus kotlani*

Cinco especies pertenecientes al género *Myxobolus* han sido descritas, hasta el momento, como parásitos de *Anguilla* spp.: *M. dermatobius*, *M. anguillae*, *M. dujardini*, *M.*

TABLA LIII

COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Hofereilus gilsoni* EN *Anguilla anguilla* CON NUESTROS RESULTADOS

CARÁCTER		a	b	c
Nº de protozoos	20			
Forma	Piramidal	Subesférica	Subesférica	Subesférica
Localización	Vejiga urinaria C. urinarios	Vejiga urinaria	Vejiga urinaria C. urinarios	Vejiga urinaria
País de origen	España	Francia	Hungría	Portugal
Espora:				
Longitud	6-9 (6,95)	7	7,2-8,7 (7,8)	7,50-8,75 (8,0)
Anchura	6-9 (7,45)	7	6,7-8,7 (7,6)	6,25-8,13 (7,5)
Superficie	Estriada	Estriada	Estriada	Estriada
Vacuola iodófila	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Cápsulas polares I y II:				
Longitud	2-4 (3,2)	3,4	2,9-4,3 (3,5)	2,5-5,0 (3,7)
Anchura	2-4 (2,5)	3,4	1,9-3,1 (2,6)	1,88-2,50 (2,3)
Forma	Piriforme	Esférica	Ovales	Piriforme
Filamento polar:				
Nº de vueltas	5-6	5-6	5-6	
Cerdas posteriores:				
Nº	40-50	60	30-40	
Longitud	4-6 (5,11)		5	5,00-6,25 (5,9)

Todas las medidas aparecen en μm

a.- Debaixieux (1925). Descripción original

b.- Lom *et al.* (1986b)

c.- Saraiva (1994)

kotlani y *M. portucalensis*, recogidas en los trabajos de Ishii (1915b), Fujita (1929), Reichenbach-Kinkle & Sturn (1973), Molnár *et al.* (1986) y Saraiva & Molnár (1990) respectivamente. Además de estas cinco especies, numerosos autores reportaron otros ejemplares de *Myxobolus* sin nominar en diferentes especies del género *Anguilla* (Hanek & Molnár, 1974; Hine, 1978b; Crane & Eversole, 1980; Boustead, 1982; Field & Eversole, 1982, 1984; Carvalho-Varela *et al.*, 1984a, b; Koie, 1988a).

Las diferencias que se establecen entre estas especies se basan, fundamentalmente, en las características morfológicas de la espora, del estado vegetativo y en la localización en el hospedador definitivo.

La especie de *Myxobolus* hallada por nosotros, en los exámenes parasitológicos, presentaba esporas ovoides en vista valvar y biconvexas en vista sutural con ambos extremos igualmente redondeados. Valvas simétricas, no estriadas y con 12 marcas suturales características. Dos cápsulas polares piriformes y de igual tamaño que se disponen paralelamente, convergiendo únicamente en el extremo final de manera ligera. No aparece proceso intercapsular. El filamento polar mostraba de 6 a 7 vueltas que se disponen perpendicularmente al eje longitudinal de la cápsula polar. Esporoplasma binucleado sin vacuola iodófila, y no tienen envuelta mucosa ni apéndices membranosos posteriores.

Al comparar, en la Tabla LIV, nuestros ejemplares con las descripciones de *Myxobolus* reseñadas en diferentes especies del género *Anguilla*, observamos que presentaban ciertas semejanzas con tres especies: *M. kotlani*, *M. portucalensis* y con la descripción de *M. dermatobius* efectuada por Copland (1982), aunque no con la primera descripción de esta misma especie.

M. dermatobius fue descrita originalmente de la piel de un único ejemplar de *Anguilla japonica*. De acuerdo con esta descripción, la espora es menor, entre 6,3 y 7,0 μm , y de forma circular en vista frontal. Además son más estrechas, de 2,8 a 3,5 μm , y las cápsulas polares son de menor tamaño y convergen fuertemente en su extremo anterior. Hoshina (1952) aisló estas esporas con las mismas características que Ishii (1915b). Copland (1982) identificó con esta especie, las esporas obtenidas del tracto digestivo de *Anguilla anguilla*. Al no incluir dibujo de los ejemplares localizados nos resulta difícil compararlas. De todas formas, la descripción aportada por este autor está más cerca de *M. kotlani* que de *M. dermatobius*.

TABLA LIV

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxobolus* spp. EN
Anguilla spp. CON NUESTROS RESULTADOS (I)**

CARÁCTER	<i>M. kottani</i> (Presente estudio)	<i>M. kottani</i> (Molnár <i>et al.</i> , 1986) ¹	<i>M. dermatobius</i> (Ishii, 1915) ¹
Nº de protozoos	20	30	
Forma	Ovalada	Ovalada	Esférica
Localización	Branquias V. biliar Tracto digestivo	Dermis	Piel
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. japonica</i>
País de origen	España	Hungría	Japón
Espora:			
Longitud	9-12,8 (10,48)	8,7-11,7 (10,3)	6,3-7,0
Anchura	8-10 (8,61)	6,9-8,5 (7,6)	2-4,9
Nº de marcas suturales	12	12	0
Vacuola iodófila	Ausente	Ausente	Ausente
Envuelta mucosa	Ausente	Ausente	Ausente
Apéndice membranoso	Ausente	Ausente	Ausente
Cápsulas polares I y II:			
Longitud	4-6 (5,05)	3,9-6,1 (5,6)	2,8-3,5
Anchura	2-5,2 (2,68)	2,2-3,4 (2,7)	
Forma	Piriforme	Piriforme	Ovalada
Filamento polar:			
Nº vueltas	6-7	7-8	
Proceso intercapsular	Ausente	Ausente	Presente

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Descripción original

TABLA LIV

COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxobolus* spp. EN *Anguilla* spp. CON NUESTROS RESULTADOS (II)

CARÁCTER	<i>M. kotlani</i> (Presente estudio)	<i>M. dermatobia</i> ¹ (Copland, 1982)	<i>M. anguillae</i> (Fujita, 1929) ²
Nº de protozoos	20		1
Forma	Ovalada	Ovalada	Ovalada
Localización	Branquias V. biliar Tracto digestivo	Tracto digestivo	Dermis
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. japonica</i>
País de origen	España	Gran Bretaña	Japón
Espora:			
Longitud	9-12,8 (10,48)	10-10,9	12-13
Anchura	8-10 (8,61)	8,1-9,0	
Nº de marcas suturales	12		
Vacuola iodófila	Ausente	Ausente	Ausente
Envuelta mucosa	Ausente	Ausente	Ausente
Apéndice membranoso	Ausente	Ausente	Presente
Cápsulas polares I y II:			
Longitud	4-6 (5,05)	5,3	
Anchura	2-5,2 (2,68)	2,8	
Forma	Piriforme	Piriforme	Ovalada
Filamento polar:			
Nº vueltas	6-7		
Proceso intercapsular	Ausente	Ausente	Ausente

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Error de transcripción del autor al referirse a *M. dermatobius*

² Descripción original

TABLA LIV

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Myxobolus* spp. EN
Anguilla spp. CON NUESTROS RESULTADOS (y III)**

CARÁCTER	<i>M. kottani</i> (Presente estudio)	<i>M. dujardini</i> (Reichenbach-Kinkle & Sturn, 1973)	<i>M. portucalensis</i> (Saraiva & Molnár, 1990) ¹
Nº de protozoos	20		42
Forma	Ovalada	Piriforme	Elíptica
Localización	Branquias V. biliar Tracto digestivo	Branquias	Piel
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>
País de origen	España	Alemania	Portugal
Espora:			
Longitud	9-12,8 (10,48)	11-13	11,25-15,00 (12,6)
Anchura	8-10 (8,61)	5-8	7,50-10,00 (8,9)
Nº de marcas suturales	12	0	10
Vacuola iodófila	Ausente		Presente
Envuelta mucosa	Ausente	Ausente	Ausente
Apéndice membranoso	Ausente	Ausente	Ausente
Cápsulas polares I y II:			
Longitud	4-6 (5,05)	5-7	3,75-7,50 (5,8)
Anchura	2-5,2 (2,68)	1-2	2,50-3,75 (3,0)
Forma	Piriforme	Piriforme	Piriforme
Filamento polar:			
Nº vueltas	6-7		10-11
Proceso intercapsular	Ausente	Ausente	Ausente

Todas las medidas aparecen en µm

¹ Descripción original

M. portucalensis ha sido descrita recientemente por Saraiva & Molnár, en 1990. Como se observa en la Tabla LIV, aunque es similar a nuestros ejemplares, se diferencia en:

- 1.- El tamaño de la espora es mayor (11,25-15 μm).
- 2.- Presenta únicamente 10 marcas suturales
- 3.- El número de vueltas del filamento polar enrollado en la cápsula es superior.
- 4.- Se localizan principalmente en la piel, aunque pueden aparecer en las branquias.
- 5.- Presenta una vacuola iodófila bien diferenciada en el esporoplasma.

M. kotlani se asemeja a los ejemplares descritos en nuestro trabajo, como se puede comprobar en la tabla. La única diferencia mencionable es la localización, ya que según Molnár *et al.* (1986) esta especie se localiza en el tejido conectivo subcutáneo del tercio anterior de la anguila. especificando, además, los autores, que en ninguno de los exámenes fueron localizadas esporas en el intestino.

Nosotros pensamos, que *M. kotlani* puede infectar otros órganos, como así lo demuestra nuestros resultados. Posiblemente los ejemplares aislados en el intestino y descritos por Copland (1982) y Koie (1988a) pertenezcan a esta misma especie.

A la vista de estas comparaciones, concluimos que los ejemplares pertenecen a la especie *M. kotlani*. Por otro lado, la localización de la forma vegetativa y de las esporas no está reducida al tercio anterior de la anguila como argumentan Molnár *et al.* (1986).

En cuanto a las variaciones estacionales, en el año 1991 se aislaron esporas con una prevalencia elevada en otoño, un 40%, mientras en los meses de invierno y primavera fueron muy pocos los ejemplares parasitados. En 1992, los porcentajes fueron muy altos durante casi todo el año. En otoño se alcanzó también el máximo con el 50%. El mínimo apareció en invierno y extrañamente en primavera de este año se alcanzó una prevalencia del 47,05%.

Como ha ocurrido con el resto de los mixosporidios parásitos de las anguilas examinadas, estos resultados no parecen significar que la prevalencia se ajuste a un ciclo estacional. Molnár *et al.* (1986) realizaron un estudio anual de la prevalencia en esta especie, indicando que *M. kotlani* se ajusta a un ciclo anual monogeneracional, en donde las esporas son localizables entre la mitad del verano y la primavera del año siguiente.

5.2.- DISCUSIÓN SOBRE PLATELMINTOS

5.2.1.- Sobre *Pseudodactylogyrus anguillae*

El género *Pseudodactylogyrus* se diferencia básicamente de *Dactylogyrus* por presentar una orientación opuesta (ventral-dorsal) en el par de *hamuli* del opisthaptor y por la ausencia del esclerito asociado al segundo par de ganchos marginales denominado "R" en la bibliografía consultada (Gussev, 1965). Además de estas dos diferencias, Ogawa & Egusa (1976) indican que el número de reservorios prostáticos es superior en *Pseudodactylogyrus*.

Por tanto, al coincidir las características morfológicas y anatómicas descritas para el género con las de nuestros ejemplares, podemos encuadrar dentro de *Pseudodactylogyrus* los monogeneas aislados en las branquias de las anguilas parasitadas.

Dentro del género, dos especies han sido descritas como ectoparásitos de *Anguilla* spp., *P. bini* y *P. anguillae*, y una, *P. haze*, fue reseñada por Ogawa (1984) en *Acanthogobius flavinamus*, lo que supuso una ampliación del espectro de hospedadores a la familia Gobiidae. Por otro lado, señalar que un *Pseudodactylogyrus*, *P. microrchis* fue citado como nueva especie por Ogawa & Egusa (1976). Aunque posteriormente, se ha reconocido que es un sinónimo de *P. anguillae* (Ogawa *et al.*, 1985).

Aunque *P. haze* es similar a nuestros ejemplares, la presencia de una pieza suplementaria en el *hamulus*, la distinta morfología del aparato copulador y la ausencia de armadura vaginal, nos permite excluir a esta especie.

La diferenciación taxonómica entre *P. bini* y *P. anguillae* se fundamenta, principalmente, en la longitud de la distancia "b" tomada en el *hamulus* y recogida en la tabla de medidas de nuestros ejemplares en el apartado de RESULTADOS. Kikuchi (1929), cuando describe *P. bini*, menciona que junto a esta especie aparece otro dactilógrido que se diferencia por presentar un *hamuli* mucho mayor. Este monogenea, *P. anguillae*, sería descrito posteriormente por Yin & Sproston (1948).

Ogawa *et al.* (1985), en una clave diferencial, señalan que esta medida es inferior a 70 μm en *P. bini* y superior en *P. anguillae*. Nuestros ejemplares mostraban una longitud de "b" superior a 70 μm (de 75 a 105 μm).

En la Tabla LV, comparamos diferentes estudios sobre *Pseudodactylogyrus anguillae* en *Anguilla anguilla* con nuestros resultados. Como se puede apreciar, existen algunas diferencias en las estructuras no esclerotizadas, influenciada, posiblemente, por el tratamiento durante la preparación de estos helmintos. Mientras que las medidas del *hamulus*, en las que se basa la distinción sistemática de las dos especies, no sufre grandes variaciones.

Asimismo, en la tabla, también verificamos, que inversamente a *P. bini*, en *P. anguillae* el ovario presenta mayores dimensiones que el testículo, coincidiendo con el resto de descripciones.

El conjunto de datos antes expuestos, junto con los aportados por Ogawa & Egusa (1976), Chung *et al.* (1984) y Ogawa *et al.* (1985), nos permite concluir que la especie localizada se corresponde con *P. anguillae*.

En cuanto a la distribución de este helminto, nos parece muy interesante desde el punto de vista biológico señalar que no proceden de la parasitofauna original de la anguila europea. En Europa, *P. bini* y *P. anguillae* fueron denunciados por Golovin (1977) por vez primera en una planta de producción de *Anguilla anguilla* en la región de Kalinin al oeste de la antigua Unión Soviética. Este autor asumió, en este trabajo, que estas dos especies fueron introducidas en importaciones de *Anguilla japonica* infestadas.

En la Península Ibérica, estos dos monogeneas han sido citados en Portugal por Saraiva & Chubb (1989) en *Anguilla anguilla* capturadas en el río Este. En España, ha sido denunciada la presencia de *P. anguillae* en dos trabajos. En uno de ellos, Ortega (1991) hace referencia a este helminto, indicando que es factible suponer que las dos especies de *Pseudodactylogyrus* llegaron a Europa junto a peces experimentales. Saraiva (1994), por otro lado, constata la introducción de *Pseudodactylogyrus* en Europa en base a las intensas importaciones de anguilas vivas desde países asiáticos.

Nosotros creemos que estos parásitos, de acuerdo con Golovin (1977), probablemente fueron primero introducidos en la antigua Unión Soviética y la expansión posterior en Europa pudo ser debida a sucesivas importaciones de anguilas desde países como Taiwan o Japón. La introducción en Europa Central, al mismo tiempo que el nematodo *Anguillicola crassus*, se realizó fácilmente a través de anguilas importadas desde Taiwan a Alemania en 1980 (Koie, 1991).

Los únicos datos que tenemos sobre importaciones de anguilas a algún país mediterráneo son las que se realizaron de *A. australis* en 1975 desde Nueva Zelanda a Italia (Welcomme, 1981). Aunque esta última posibilidad parece poco viable ya que en *A. australis* no se han hallado estos monogeneas (Hine, 1978b).

Otro punto interesante a discutir es la ausencia de *P. bini* en nuestras anguilas, teniendo en cuenta, que ambos monogeneas suelen aparecer frecuentemente juntos en la branquias de un mismo hospedador, conviviendo con ciertas relaciones interespecíficas (Buchmann, 1988c).

Pseudodactylogyrus spp. son ovíparos y presentan un ciclo biológico holoxeno. La ovoposición está influenciada por la temperatura, siendo máxima entre 25 y 30 °C. Los huevos de *P. anguillae* eclosionan después de 40-46 días a 10 °C, mientras los huevos de *P. bini* en estas condiciones no se desarrollan o se desarrollan muy despacio. La duración de la vida de las dos especies depende, también, de la temperatura. (Buchmann, 1988a, 1990).

Según estos datos, la aparente ausencia de *P. bini* en la cuenca del río Esva se puede explicar por la temperatura del agua, ya que raramente supera los 12° C durante todo el año, como se observa en la Tabla IV. También Koie (1988b), observó en una población natural de anguilas en el lago Esrum en Dinamarca, que *P. bini* no aparecía durante los meses de invierno y primavera, argumentando las mismas razones.

Por otro lado, la presencia de *Pseudodactylogyrus anguillae* en nuestros ríos supone un riesgo patológico evidente para las anguilas que los habitan. Ambas especies de *Pseudodactylogyrus* se alimentan de mucus y células epiteliales de la superficie de las laminillas branquiales. La sangre detectada en el intestino, probablemente sea debida a ingestas, junto con restos celulares, de sangre originada en pequeñas lesiones accidentales (Buchmann *et al.*, 1987a; Buchmann, 1988d). Observaciones en cultivos de anguilas, han demostrado que *P. anguillae* es mucho más activa que *P. bini*. Asimismo, *P. anguillae* posee un *hamuli* de mayores dimensiones, con lo que puede causar mayores hemorragias y daños (Buchmann *et al.* 1987a, b).

En este mismo aspecto, recordar que la pseudodactilogiriosis provoca importantes pérdidas económicas en la anguicultura (Molnár, 1983, 1984; Saroglia *et al.*, 1985; Schliffka, 1986; Møllergaard & Dalsgaard, 1987; Buchmann, 1988d; Mo *et al.*, 1988; Koie, 1991), ya que, entre otras razones, las anguilas de pequeño tamaño capturadas en las costas, especialmente en los estuarios de Francia y Gran Bretaña, ya se encuentran infestadas (Koie,

TABLA LV

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Pseudodactylogyrus anguillae*
EN *Anguilla* spp. CON NUESTROS RESULTADOS (I)**

CARÁCTER		a	b	c	d
Nº de ejemplares	25				
Localización	Branquias	Branquias	Branquias	Branquias	Branquias
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. japonica</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>
País de origen	España	Japón	Japón	Japón	Japón
Longitud total	495-1105 (748)	482-854 (658)	582-1168 (768)	374-1259 (649)	393-1239
Anchura máxima	110-305 (184)	167-213 (203)	150-214 (203)	138-282 (294)	99-303 (183)
Testículo:					
Longitud	47-155 (66)	90-154 (121)	101-225 (137)	22-84 (44)	19-109 (50)
Anchura	25-75 (43)	95-132 (109)	68-112 (87)	17-70 (34)	12-111 (43)
Ovario:					
Longitud	40-120 (82)	43-77 (59)	36-92 (53)	38-143 (71)	27-141 (72)
Anchura	35-120 (62)	54-104 (76)	43-70 (57)	35-86 (57)	27-104 (64)
<i>Hamulus</i> :					
a	62-132 (98)	104-120 (110)	103-121 (113)	100-125 (108)	95-116
b	75-105 (86)		91-105 (99)	86-102 (93)	78-99 (89)
c	67-102 (79)		67-84	60-80	
d	7-15 (10)		8-14	7-14	
e	50-72 (61)		54-77	54-72	
f	30-52 (41)		32-34	28-32	
g	30-57 (42)		42-48	35-49	
Barra transversal:					
Longitud	45-90 (62)	50-58 (54)	48-64 (54)	40-59 (50)	38-65 (49)
Anchura	10-20 (12)				
Ganchos marginales I al VII:					
Longitud	15-20 (16)	10	14-16 (15)	14-16 (15)	14-17
Mango	7-12 (9)				

Todas las medidas aparecen en µm

a.- Yin & Sproston (1948). Descripción original

b.- Ogawa & Egusa (1976)

c.- Ogawa & Egusa (1976). Descripción de *P. microrchis* sinónimo de *P. anguillae*

d.- Imada & Muroga (1977). Descripción de *P. microrchis* sinónimo de *P. anguillae*

TABLA LV

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Pseudodactylogyrus anguillae*
EN *Anguilla* spp. CON NUESTROS RESULTADOS (y II)**

CARÁCTER	e	f	g	h
Nº de ejemplares	25	30	19	
Localización	Branquias	Branquias	Branquias	Branquias
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>
País de origen	España	Francia	Irlanda	Portugal
Longitud total	495-1105 (748)	770-1280 (1038)	900-1100 (1016)	368-1400
Anchura máxima	110-305 (184)	180-320 (231)	100-160 (130)	153-230 (197)
Testículo:				
Longitud	47-155 (66)	60-155 (105)	60-104 (77)	15-61 (36)
Anchura	25-75 (43)	50-130 (81)		23-63 (42)
Ovario:				
Longitud	40-120 (82)	78-180 (119)	60-124 (80)	40-118 (69)
Anchura	35-120 (62)	72-165 (102)		30-108 (68)
<i>Hamulus</i> :				
a	62-132 (98)	94-118 (109)	82-100	100-122 (105)
b	75-105 (86)	92-105 (97)	70-82	86-100 (95)
c	67-102 (79)	54-82 (75)		46-60 (53)
d	7-15 (10)	8-19 (11)		10-12 (11)
e	50-72 (61)	45-78 (62)		10-16 (12)
f	30-52 (41)	21-40 (30)		55-74 (63)
g	30-57 (42)	30-50 (40)	32-40 (35)	38-48 (42)
Barra transversal:			38-50 (42)	43-48 (50)
Longitud	45-90 (62)	48-60 (51)	55-66	54-64 (57)
Anchura	10-20 (12)			36-44 (40)
Ganchos marginales I al VII:			8-12 (9)	
Longitud	15-20 (16)	11-18 (15)	12-15 (13)	15-20 (17)
Mango	7-12 (9)		8-10 (8)	

Todas las medidas aparecen en µm

e.- Le Brun *et al.* (1986)

f.- McCarthy & Rita (1991)

g.- Ortega (1991)

h.- Saraiva (1994)

1991). Nosotros también pudimos observar anguillas parasitadas con un tamaño de pocos centímetros.

En cuanto a las variaciones estacionales de la prevalencia, *P. anguillae* fue localizado en casi todos los meses del año, a excepción de octubre de 1991. En 1991, los porcentajes de parasitación oscilaron entre el 5% de otoño al 21,51% del invierno. En 1992, estos porcentajes se mantuvieron más constantes con un máximo en invierno del 20% y, de nuevo, un mínimo en otoño del 12,5%. En resumen, existe una disminución de la prevalencia en los dos años desde invierno a otoño. Aunque, en 1992, hay un aumento intermedio en verano. La curva de intensidad sigue un comportamiento bastante similar.

Según nuestros resultados, existen importantes diferencias con otros autores, *P. anguillae* no sólo sobrevive durante el invierno, sino que además muestra niveles elevados de infestación. Koie (1988a, b) encontró una elevada prevalencia e intensidad de infestación durante el final del verano y todo el otoño, correspondiendo a los resultados obtenidos en una piscifactoría en Japón (Imada & Muroga, 1977). Sin embargo, aunque también máximos de prevalencia fueron detectados en otoño, Saraiva (1994) halló porcentajes elevados de parasitación al final del invierno.

El modelo de variación estacional a que se ajustan nuestras observaciones es el que muestra dos períodos fundamentales de infestación, uno en invierno y otro en verano, aunque los niveles de infestación mayores corresponden normalmente al primero de ellos. Esta situación, como hemos señalado anteriormente, contradice la observada por algunos autores para la misma especie.

Existen, sin embargo, otros casos en que la cinética estacional se acerca más a la observada por nosotros. Así, según Iziumova & Mashtakov (1978) hay un incremento de las infestaciones de varios ciprínidos con dactilogíridos al comienzo de la primavera, asociado con bajas temperaturas del agua (5,2-6,2 °C). Malmberg (1970) observó que *Gyrodactylus macronychus* es más común en *Phoxinus phoxinus* durante el período más frío del año y Rawson & Rogers (1973) encontraron tres máximos (primavera-otoño-invierno) para las poblaciones de *G. macrochiri* en *Lepomis macrochirus*. Una situación semejante encontró Hanek & Fernando (1978a, b) para *Cleidodiscus* sp. y *Urocleidus chautauguensis* en *Ambloplites rupestris*.

La mayoría de los autores atribuyen a la temperatura un papel primordial en las variaciones estacionales de las poblaciones de Monogenea. Por otra parte, muchos de estos

autores piensan que la función de este factor abiótico se ejerce a través de la influencia sobre la biología del parásito. Según Kennedy (1970), la temperatura es el factor principal en el control de las variaciones estacionales, al gobernar el ritmo de invasión de las larvas infestantes. Malmberg (1970) dedujo, de sus observaciones de campo y experimentales, que las diferencias en la fauna de *Gyrodactylus* en distintos hábitats puede depender de las temperaturas del agua durante el año y que este factor influye de distinto modo sobre alguna especie de *Gyrodactylus*.

Recopilando las observaciones de otros autores, Chubb (1977) concluye que la temperatura es el factor abiótico más importante en el establecimiento de los modelos estacionales de las poblaciones de *Monogenea*, ya que influye en todos los estadios de su ciclo de vida.

Sin embargo, las variaciones estacionales que hemos observado para *P. anguillae* no parecen estar claramente relacionadas con los cambios de temperatura. Posiblemente por que éstas no sufren grandes variaciones a lo largo del año. La diferencia entre los muestreos más importantes realizados en verano con los del invierno era de 3 °C, como se puede apreciar en la Tabla IV.

En definitiva, creemos que la disparidad entre los resultados es debida a que la temperatura no es el único factor responsable en la cinética estacional y que otros factores bióticos o abióticos influye en la estacionalidad de *P. anguillae*.

En este sentido, Bauer (1959, 1962) considera que la cantidad de luz que entra en el agua, la profundidad, el pH, el contenido de oxígeno y la salinidad, aparte de la temperatura, influyen sobre la presencia de los parásitos en sus peces hospedadores. Entre los factores biológicos, Chubb (1977) señala la densidad de las poblaciones de peces, la conducta reproductora, los ritmos de crecimiento y los modelos migratorios. En el caso de *P. anguillae*, la conducta reproductora de los hospedadores no puede contribuir a explicar las variaciones estacionales que observamos.

Por otra parte, las reacciones humores y celulares del hospedador a las lesiones branquiales pueden causar pérdida de vermes y modificar de esta manera la variación estacional. También puede intervenir la adquisición de inmunidad por parte del hospedador. Según Vladimirov (1971) la hiperinfestación de carpas y carpines con *Dactylogyrus vastator* produce una inmunidad que dura más de dos meses. El grado de inmunidad depende de la intensidad de la infestación, la temperatura y la especie del pez.

5.2.2.- Sobre *Bothriocephalus claviceps*

Atendiendo a las características que presentaban nuestros ejemplares, principalmente la morfología del escólex, la localización del atrio genital y del tocostoma, y la disposición de los testículos, de las glándulas vitelinas y del ovario, consideramos que se tratan de *Bothriocephalus claviceps*.

En la Tabla LVI, comparamos algunas descripciones de *Bothriocephalus claviceps* con nuestros datos. Como se puede observar en la tabla, aparecen enormes diferencias en algunas medidas, como son la longitud y anchura máxima del verme o en el tamaño del escólex. Mientras que las medidas de las estructuras internas o de los huevos no parecen sufrir grandes variaciones.

Estas diferencias pueden ser debidas, como ya manifestamos en otras ocasiones, al estado de relajación o contracción en que fueron realizadas las medidas (Chubb *et al.*, 1987) o al grado de desarrollo del cestodo. Moravec (1985) encontró que *B. claviceps* puede variar desde formas inmaduras de 2,5 cm de tamaño máximo hasta los 25 cm de las formas grávidas.

Como ya indicamos en el apartado de REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA, las especies del género *Bothriocephalus* son pseudofilídeos con un ciclo de vida muy simple que únicamente requieren un hospedador intermediario. Según Jarecka (1959) el principal hospedador intermediario de *Bothriocephalus claviceps* es el copépodo *Macrocyclops albidus*, con el que consiguió cerrar el ciclo del cestodo experimentalmente (Jarecka, 1963), aunque también pueden participar *M. fuscus* y especies del género *Eucyclops*. Mientras Dupont & Gabrion (1987) señalaron sólo dos especies: *M. albidus* y *Acanthocyclops robustus*.

Moravec (1985) señala que en Mácha Lake Fishpond System, en Chekoslovaquia, la principal vía de infestación de la anguila es a través de *Perca fluviatilis*, que actúa como hospedador paraténico. A esta conclusión llegó cuando comparó los resultados mensuales de la prevalencia de las formas juveniles del cestodo aparecidas en *P. fluviatilis* (Scholz, 1984) con el ciclo de maduración a lo largo del año del verme en la anguila. En el mismo sentido, Conneely & McCarthy (1986) sugieren que la infestación de *Anguilla anguilla* por el mismo cestodo en el lago Corrib en Irlanda es el resultado de hábitos piscívoros, ya que el estudio del contenido estomacal de 622 anguilas llevado a cabo por Moriarty (1972) no reveló la presencia de copépodos infestados con procercoideos.

TABLA LVI

COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Bothriocephalus claviceps* CON NUESTROS RESULTADOS

CARÁCTER		a	b	c	d
Nº de ejemplares	6		8		
Localización	Intestino	Intestino	Intestino	Intestino	Intestino
País de origen	España	Hungría	Francia	Chekoslovaquia	Portugal
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>A. anguilla</i>
Longitud total	16,3-36,9 (24,1)	60-180	300	400	70-110
Anchura máxima	0,2-0,3 (0,2)		23		
Escólex:					
Longitud	0,47-0,71 (0,53)	0,8-1,4	0,8	1,3-2,1	0,41-0,83
Anchura	0,26-0,32 (0,28)	0,32-0,38	0,6	0,44-0,83	0,11-0,22
Botrios:					
Longitud	0,26-0,3 (0,27)	0,2-0,5		0,71-1,1	0,35-0,69
Anchura	0,05-0,07 (0,05)	0,1-0,18		0,17-0,27	0,08-0,1
Diámetro de los testículos	0,04-0,05 (0,04)	0,04-0,05		0,041-0,079	0,03-0,05
Ovario:					
Longitud	0,05-0,10 (0,08)	0,05-0,09		0,08-0,13	0,08-0,010
Anchura	0,36-0,7 (0,56)	0,45-0,75		0,26-0,7	0,26-0,7
Glándulas vitelógenas	0,04-0,06 (0,05)	0,053		0,02-0,06	0,04-0,06
Huevo:					
Longitud	0,05-0,06 (0,056)	0,052	0,058	0,05-0,059	0,045-0,058
Anchura	0,035	0,033	0,039	0,035-0,038	0,025-0,03

Todas las medidas aparecen en mm

- a.- Murai (1971)
b.- Altunel (1974)
c.- Scholz (1986)
d.- Saraiva (1994)

En cuanto al trabajo de Moravec (1985) y de acuerdo con Dupont & Gabrion (1986), nos parece poco verosímil que ejemplares de 13 a 16 cm de *Perca fluviatilis* actúen como hospedadores paraténicos de *B. claviceps*, cuando las anguilas, hospedadores definitivos, miden entre 30 y 45 cm.

Por un lado, en nuestro caso es improbable la presencia de un hospedador paraténico en el ciclo biológico de este cestodo, ya que los peces no constituyen parte de la dieta de la anguila en la cuenca en donde se ha realizado el estudio. Según Sinha & Jones (1967) y Neveu (1981), la ictiofagia juega un papel secundario y mínimo en la alimentación de la anguila europea.

Por otro lado, el examen del contenido gastroentérico tampoco reveló la presencia constante de copépodos que pudieran comportarse como hospedadores intermediarios, aunque sí tenemos constancia de que se acumulan en bolsas de zooplankton en los márgenes de los ríos muestreados (Lobón-Cerviá, comunicación personal). Según Dupont (1984), la consumición de estos crustáceos por las anguilas es bastante infrecuente mientras que Nie & Kennedy (1992) aseguran que la concentración de éstos es mayor en los lagos que en los ríos.

En resumen, la ausencia de un posible hospedador paraténico en el ciclo y la baja frecuencia en la que apareció el hospedador intermediario obligatorio en el contenido gastroentérico parecen ser suficientes razones para explicar la baja prevalencia total (5,12%) del cestodo en nuestro estudio parasitológico.

En 1991 apareció un único caso positivo perteneciente al muestreo de febrero en el tramo del puente de Camberí en el río Esva. Mientras que en 1992 fueron ocho los casos positivos, principalmente en verano y otoño. De todos estos casos positivos, sólo en verano y a principios de otoño aparecieron cestodos grávidos, el resto eran inmaduros. En cuanto a la intensidad, se observan valores muy bajos durante todo el año.

Los bajos niveles de infestación no nos permiten establecer justificadamente un ciclo estacional de la prevalencia e intensidad bien definidos. Sin embargo, en cuanto al ciclo de maduración del cestodo, posiblemente se ajuste al modelo reseñado por Moravec (1985). Según este autor, el hallazgo de formas grávidas se reduce a los meses de junio a octubre. Chubb (1982) indica que la velocidad de crecimiento del embrión en el huevo está influenciada por la temperatura del agua, señalando que en los 25 °C se encuentra el óptimo de eclosión y que por debajo de los 7 °C el embrión no se desarrolla o muere rápidamente.

Si realmente la viabilidad de los embriones está influenciada por la temperatura, como propone Chubb (1982), es evidente, entonces, que la presencia de formas grávidas en el intestino de las anguilas se reduzca a los meses en que las condiciones climáticas sean favorables.

Existen, sin embargo, otros estudios sobre el ciclo de maduración de *B. claviceps* que muestran otro patrón diferente. Srámek (1901) encontró formas grávidas en mayo, mientras Lucky (1953) reportó ejemplares adultos en diciembre. Chubb (1961) aisló estos cestodos grávidos de anguilas capturadas en Llyn Tegid Lake en Gales en los meses de marzo, mayo, junio, julio y octubre. Por otro lado, Kazic (1970) localizó numerosos adultos de *B. claviceps* en Skadar Lake en Yugoslavia en marzo, mayo, junio, julio, agosto, octubre y noviembre. Finalmente, Saraiva (1994) señala que ejemplares maduros de esta especie fueron observados durante todo el año.

5.3.- DISCUSIÓN SOBRE NEMATODOS

5.3.1.- Sobre *Pseudocapillaria tomentosa*

La clasificación de la subfamilia Capillariinae es una de las más difíciles e insatisfactorias dentro de los nematodos. Hay aproximadamente 300 especies descritas en *Capillaria sensu lato* que parasitan un amplio rango de hospedadores desde peces a mamíferos.

En este sentido han sido numerosos los intentos de establecer los géneros integrantes, pero ninguno de ellos ha tenido una acogida unánime o un completo sentido biológico. Entre éstos destacan, Skrjabin *et al.*, (1957) que, en una de las más intensas descripciones de la subfamilia reconoce 5 géneros: *Capillaria*, *Hepaticola*, *Thominx*, *Skrjabinocapillaria* y *Eucoleus*, algunos de los cuales habían sido o son aún considerados por otros autores como sinónimos o subgéneros de *Capillaria* (Anderson & Bain, 1982). Posteriormente, Moravec (1982) reconoce el estado de confusión en el que se encuentra la subfamilia y propone provisionalmente 16 géneros y 5 subgéneros, con los que crea una clave sistemática. Vicente *et al.* (1985), en base a las características morfológicas de la vaina espicular y espícula, consideran cinco géneros, entre ellos *Pseudocapillaria*, posteriormente este género sería admitido por Moravec (1987). Recientemente Anderson (1992), basándose fundamentalmente en la sistemática de Skrjabin *et al.* (1957) y Moravec (1982), mencionadas anteriormente, agrupa los siguientes géneros: *Aonchotheca*, *Baruscapillaria*, *Calodium*, *Capillaria*, *Eucoleus*, *Pearsonema* y *Schulmanella*.

Los nematodos capiláridos aislados en el intestino posterior de nuestra anguilas presentaban numerosos rasgos diagnósticos del género *Pseudocapillaria*. Entre éstos, una bolsa espicular desprovista de espinas, carácter excluyente del género *Capillaria*, y la ausencia de una membrana cuticular dorsal en el extremo posterior del macho, que nos ha permitido encuadrarlos dentro del subgénero *Pseudocapillaria*.

Dentro de este subgénero sólo dos especies han sido citadas y descritas en peces de agua dulce. Por un lado, *P. (P.) tomentosa* que es un parásito eurixeno de la región holártica, pudiendo tener como hospedadores definitivos numerosas especies pertenecientes principalmente a las familias Cyprinidae y Catostomidae (Moravec, 1971, 1980, 1987). Y por otro lado, *P. (P.) indica* aislada recientemente en *Channa gachua*, un chánido de distribución asiática.

Aunque *P. (P.) indica* es similar a nuestros ejemplares, se diferencia, principalmente, en el tamaño y forma de los huevos y en la estructura del extremo proximal de la espícula. Además, la morfología de la banda bacilar, la distribución geográfica y el tipo de hospedador definitivo tampoco coincide.

Según estas observaciones y, por otro lado, las denuncias de *P. (P.) tomentosa* en la helmintoparasitofauna de la anguila europea (Kazic *et al.*, 1982; Koie, 1988a; Saraiva & Chubb, 1989; Saraiva, 1994), nos permite concluir que la especie aislada se corresponde con *P. (P.) tomentosa*.

En la Tabla LVII, comparamos nuestros datos con otras descripciones de esta misma especie. La variabilidad intraespecífica observada se encuentra dentro de los límites referidos por Moravec (1987). Tal factor puede deberse a la naturaleza del hospedador que, en cierto modo, puede influenciar en varias de las características morfométricas del nematodo. En cuanto a las medidas aportadas por Saraiva (1994), existen pequeñas diferencias, aunque poco significativas en el tamaño de la espícula, posiblemente debido al bajo número de ejemplares estudiados.

En cuanto al ciclo biológico de *P. tomentosa* todavía no ha sido estudiado con detalle. De acuerdo con Lomakin & Trofinenko (1982) y Moravec (1983), un papel importante en el desarrollo de estos nematodos lo desempeñan oligoquetos de agua dulce; aunque, todavía no está claro si el desarrollo de *P. tomentosa* es homoxeno o heteroxeno, es decir, si los anélidos actúan como hospedadores intermediarios obligatorios o únicamente son hospedadores intermediarios paraténicos. En este sentido Lomakin & Trofinenko (1982) argumentan que se puede admitir incluso la posibilidad de que el ciclo sea directo, es decir, sin la intervención de ningún hospedador intermediario.

Nosotros, aunque encontramos oligoquetos formando parte de la ingesta en el contenido gastroentérico, no podemos aseverar que éstos sean hospedadores de formas infestantes de *P. tomentosa* hasta que se realicen nuevas experiencias. Sólo un estudio completo del ciclo podrá aclarar definitivamente el problema.

En cuanto a las variaciones estacionales de las infestaciones, *P. tomentosa* fue aislado irregularmente en los muestreos, con prevalencias no superiores al 11,11% y no apareciendo en determinados tramos o meses. En 1991, los porcentajes de parasitación estacional oscilaron entre el 5,06% del invierno y el 10% del verano y el otoño. En este año no hubo ningún caso positivo en primavera. En 1992, la prevalencia fue más baja, alcanzándose el

TABLA LVII

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Pseudocapillaria tomentosa*
CON NUESTROS RESULTADOS (I)**

CARÁCTER	Presente estudio		a		b	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nº de ejemplares	5	12	7	13	5	4
Localización	Intestino		Intestino		Intestino	
Hospedador definitivo	<i>Anguilla anguilla</i>		Ciprínidos		<i>Puntius tetrazona</i>	
País de origen	España		Chekoslovaquia Yugoslavia			
Longitud total	4,09-5,38	5,58-8,24	3,95-7,18	7,3-12,4	3,94-5,1	7,85-9,59
Anchura máxima	0,060-0,065	0,07-0,10	0,054-0,068	0,068-0,10	0,054-0,081	0,068-0,081
Anchura b. bacilares	0,020-0,022	0,027-0,042	0,024	0,03-0,033	0,021	0,03
Longitud esófago:						
Muscular	0,12-0,24	0,16-0,22	0,183-0,33	0,28-0,32	0,285	0,36-0,414
Esticósoma	2,21-2,53	2,56-3,90	2,81-3,8	3,66-4,83	1,59-2,01	2,63-2,79
Nº de esticocitos	27-31	36-41	35-40		22-23	22-27
Distancia:						
Boca-anillo	0,08-0,11	0,08-0,11	0,084-0,094	0,09-0,096	0,087-0,098	
Ano-ext. post.	0,015-0,02	0,010-0,015	0,015-0,018	0,009-0,015	0,012-0,015	0,009-0,018
Esticósoma-vulva		0,020-0,045		0,03-0,066		0,012-0,045
Vulva-ext. ant.		2,58-3,95		3,99-5,26		
Espícula:						
Longitud	0,28-0,33		0,24-0,33		0,369-0,414	
Anchura max.	0,010-0,012		0,009-0,012		0,007-0,009	
Huevo:						
Longitud		0,057-0,065		0,063-0,078		0,072-0,084
Anchura		0,027-0,035		0,03-0,039		0,033-0,045
Cápsulas polares:						
Longitud		0,002				
Anchura		0,005-0,007				

Todas las medidas aparecen en mmf

a.- Moravec (1980). Descripción de *Capillaria brevispicula* (= *P. tomentosa*)

b.- Moravec *et al.* (1984). Descripción de *P. brevispicula* (= *P. tomentosa*)

TABLA LVII

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Pseudocapillaria tomentosa*
CON NUESTROS RESULTADOS (y II)**

CARÁCTER	Presente estudio		c		d	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nº de ejemplares	5	12	2	2		
Localización	Intestino		Intestino		Intestino	
Hospedador definitivo	<i>Anguilla anguilla</i>		<i>Tribolodon hakonensis</i>		<i>Anguilla anguilla</i>	
País de origen	España		Japón		Portugal	
Longitud total	4,09-5,38	5,58-8,24	4,49-4,76	6,62	4,71-5,34	7,38-8,65
Anchura máxima	0,060-0,065	0,07-0,10	0,054	0,068-0,082	0,041-0,051	0,071-0,092
Anchura b. bacilares	0,020-0,022	0,027-0,042	0,024	0,03		
Longitud esófago:						
Muscular	0,12-0,24	0,16-0,22	0,156-0,204		0,235-0,246	0,286-0,3
Esticosoma	2,21-2,53	2,56-3,90	2,64-3,85	3,14	2,38-2,82	2,61-3,83
Nº de esticocitos	27-31	36-41	35-38			
Distancia:						
Boca-anillo	0,08-0,11	0,08-0,11	0,06-0,084		0,086	
Ano-ext. post.	0,015-0,02	0,010-0,015	0,015	0,006-0,009	0,010-0,012	0,015
Esticosoma-vulva		0,020-0,045		0,24		0,04-0,055
Vulva-ext. ant.		2,58-3,95				
Espícula:						
Longitud	0,28-0,33		0,396-0,417		0,25-0,288	
Anchura max.	0,010-0,012		0,006		0,007-0,01	
Huevo:						
Longitud		0,057-0,065		0,057-0,063		0,048-0,065
Anchura		0,027-0,035		0,03-0,033		0,023-0,033
Cápsulas polares:						
Longitud		0,002		0,003		
Anchura		0,005-0,007		0,006		

Todas las medidas aparecen en mm

c.- Moravec & Nagasaka (1989)

d.- Saraiva (1994)

máximo con un 5,08% en verano. En invierno no aparecieron, y en primavera y otoño los resultados estuvieron en torno al 4%. En resumen, parece existir una distribución bastante constante a lo largo de las estaciones, sin grandes altibajos, aunque, por otra parte, los máximos en los dos años han coincidido en verano, manteniéndose los valores en otoño. La curva de intensidad sigue un comportamiento bastante similar, aunque en otoño de 1992 el valor fue algo superior al verano de ese mismo año.

Son muy pocos los datos existente en la bibliografía acerca de la estacionalidad de la prevalencia o la maduración de *P. tomentosa* en *Anguilla anguilla*, situación poco sorprendente, considerando que estos vermes son bastante poco específicos de *Anguilla anguilla*. Según Saraiva (1994), detectó la presencia de *P. tomentosa* sólo en tres meses del primer año en que realizó los muestreos, con prevalencias entre el 0% y el 13%. En el segundo año aparecieron entre los meses de abril y noviembre, con la excepción de julio, pero también con porcentajes de infestación muy bajos.

En definitiva y de acuerdo con Saraiva (1994), parece que *P. tomentosa* no se ajusta a ciclos estacionales bien definidos de prevalencia o intensidad de infestación.

5.3.2.- Sobre *Paraquimperia tenerrima*

Hasta la actualidad, dentro del género *Paraquimperia* se han descrito cuatro especies, todas ellas parásitas de *Anguilla* spp. En primer lugar, Linstow, en 1878, describió un nematodo parásito del intestino de *Anguilla anguilla*, al que incluyó en el género *Nematoxys* Schneider, 1866, nombrándolo *N. tenerrimus*. Después, Baylis (1934) redescubre estos helmintos, estableciendo para ellos un nuevo género *Paraquimperia* y renombrando la especie como *P. tenerrima* (Linstow, 1878) Baylis, 1934.

En este mismo año, donde Baylis publica su trabajo con la especie *P. tenerrima*, Mueller describe en su estudio sobre parásitos de peces del lago Oneida en EE. UU. un nematodo de la anguila americana, *Anguilla rostrata*, con una morfología similar a los representantes del género *Paraquimperia*. Sin embargo, este autor considera el género *Paraquimperia* como un sinónimo de *Haplonema* Ward & Magath, 1916, y nombra la nueva especie como *H. aditum*. Posteriormente, en 1966, Moravec estudiando la correspondiente literatura y los copios de *H. aditum*, llegó a la conclusión que el verme descrito por Mueller pertenecía al género *Paraquimperia*. En consecuencia, *H. aditum* fue designado *P. aditum* por este autor, sugiriendo, por otra parte, la posibilidad de que *P. aditum* junto con *P. tenerrima* fueran variedades geográficas de una única especie.

TABLA LVIII

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Paraquimperia* spp. DESCRITAS
EN *Anguilla* spp. CON NUESTROS RESULTADOS**

CARÁCTER	<i>P. tenerrima</i> (Presente estudio)		<i>P. aditum</i> (Moravec, 1966b)		<i>P. anguillae</i> (Karve, 1941) ¹	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nº de ejemplares	20	20				
Localización	Intestino		Intestino		Intestino	
Hospedador definitivo	<i>A. anguilla</i>		<i>A. rostrata</i>		<i>A. bengalensis</i>	
País de origen	España		EE. UU.		India	
Longitud total	4,7-8,1	5,4-9,8	8,6-11,2	6,9-13,7	5,43-7,20	9,60-12,14
Anchura máxima	0,12-0,2	0,18-0,26	0,20-0,26	0,16-0,27	0,120-0,168	0,20-0,25
Longitud esófago	0,53-0,79	0,55-0,86	0,76-0,80	0,69-0,97	0,575-0,594	1,06-1,20
Anch. alas laterales	0,017-0,065	0,045-0,072	0,045-0,068			
Distancia:						
Boca-anillo	0,27-0,46	0,3-0,39	0,37-0,38	0,31-0,54	0,26	0,366-0,500
Boca-deridio	0,5-0,98	0,55-0,95	0,72-0,76	0,80	0,45-0,59	0,833-0,922
Vulva-ext. post.		1,19-2,26				2,79-3,81
Nº de papilas caudales:						
Preanales	3 pares		1 par		4 pares	
Adanales	1 par					
Postanales	7 pares		4 pares		11 pares	2 pares ?
Espícula:						
Longitud	0,25-0,33		0,330-0,356		0,22-0,26	
Anchura	0,02-0,032		0,030			
<i>Gubernaculum</i>	0,06-0,087		0,057-0,066			
Huevo <i>in utero</i> :						
Longitud		0,062-0,067		0,042-0,078		0,068-0,072
Anchura		0,04-0,047		0,030-0,048		0,046-0,054
Longitud cola	0,25-0,34	0,24-0,37	0,34-0,45	0,26-0,46	0,27-0,30	0,380-0,435

Todas las medidas aparecen en mm

¹ Descripción original

Algunos años después, en 1941, Karve describe una nueva especie del género en el intestino de la anguila india, *Anguilla bengalensis*. La designa *P. anguillae*, la cual, según la descripción del autor, difiere de *P. tenerrima* en la distribución de las papilas anales y en el tamaño de las espículas. Finalmente, Brunson (1956) describe otra nueva especie del género, parásita de las anguilas de Nueva Zelanda, a la que denominó *P. novaezelandiae*.

En la Tabla LVIII, comparamos nuestros datos con las descripciones de las dos especies de distribución más próxima: *P. aditum* y *P. anguillae*. En cuanto a la primera especie, no existen grandes variaciones, ni siquiera en las medidas de las estructuras esclerotizadas accesorias del aparato reproductor masculino. Donde sí parecen existir grandes diferencias es en el número y distribución de las papilas caudales, sin embargo, este hecho puede ser explicado, ya que los cotipos analizados en 1966 por Moravec, según este autor, estaban demasiado aclarados.

Las similitudes con *P. anguillae* son menores. Difiere en el hospedador, en la distribución de las papilas caudales y en el número, el cual es mucho menor en *P. tenerrima* como se puede comprobar en la tabla.

En la Tabla LIX comparamos distintos estudios de *P. tenerrima* con nuestros resultados. Como se puede apreciar existen algunas diferencias relacionadas con el tamaño del helminto. Nuestros nematodos son generalmente menores, si exceptuamos las medidas aportadas por Linstow (1878) en la descripción original.

Por otra parte, más significativas nos parecen las discrepancias observadas en el número y disposición de las papilas caudales. Nuestros datos sólo coinciden con los apuntes más recientes aportados por Saraiva (1994), mientras que difieren con el resto de las descripciones. Las dos primeras, Lintow (1878) y Baylis (1934), son incompletas en este sentido. Moravec (1966b, 1971) denuncia un número igual, aunque de colocación distinta, apareciendo un par preanal más y un par postanal menos. Ortega (1991) sitúa preanalmente el par adanal observado por nosotros.

En consecuencia, y al no apreciar diferencias morfométricas sustanciales o caen dentro de los límites aceptables, identificamos la especie aislada como *P. tenerrima*.

P. tenerrima es el nematodo más frecuente y abundante de las anguilas de nuestros ríos, apareciendo en todos los meses y tramos muestreados, a excepción del muestreo en el puente Canero de febrero de los años 1991 y 1992. La prevalencia estacional osciló, en 1991,

TABLA LIX

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Paraquimperia tenerrima* EN
Anguilla anguilla CON NUESTROS RESULTADOS (I)**

CARÁCTER	Presente estudio		a		b	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nº de ejemplares	20	20	1	1 Ingrávida		
Localización	Intestino		Intestino		Intestino	
País de origen	España		Alemania		Gran Bretaña	
Longitud total	4,7-8,1	5,4-9,8	4,3	3,6	7,2-9,0	8,0-10,0
Anchura máxima	0,12-0,2	0,18-0,26	0,10	0,11	0,17-0,19	0,18-0,24
Longitud esófago	0,53-0,79	0,55-0,86			0,64-0,70	
Nº de papilas caudales:						
Preanales	3 pares				4 pares	
Adanales	1 par					
Postanales	7 pares		6 pares		6 pares	2 pares ?
Espícula:						
Longitud	0,25-0,33		0,25		0,28-0,33	
Anchura	0,02-0,032					
<i>Gubernaculum</i>	0,06-0,087					
Huevo <i>in utero</i> :						
Longitud		0,062-0,067				Ø 0,060-0,066
Anchura		0,04-0,047				
Longitud cola	0,25-0,34	0,24-0,37			0,34-0,44	0,40-0,45

Todas las medidas aparecen en mm

a.- Linstow (1878). Descripción original

b.- Baylis (1934)

TABLA LIX

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Paraquimperia tenerrima* EN
Anguilla anguilla CON NUESTROS RESULTADOS (II)**

CARÁCTER	Presente estudio		c		d	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nº de ejemplares	20	20				
Localización	Intestino		Intestino		Intestino	
País de origen	España		Chekoslovaquia		Chekoslovaquia	
Longitud total	4,7-8,1	5,4-9,8	9,5-11,0	10,8-11,1	9,5-11,0	10,8-11,1
Anchura máxima	0,12-0,2	0,18-0,26	0,15-0,28	0,29	0,15-0,28	0,29
Longitud faringe	0,027-0,037	0,03-0,035	0,039			
Longitud esófago	0,53-0,79	0,55-0,86	0,775	0,800	0,78	0,8
Anch. alas laterales	0,017-0,065	0,045-0,072	0,045			
Distancia:						
Boca-anillo	0,27-0,46	0,3-0,39	0,285			
Boca-deridio	0,5-0,98	0,55-0,95	0,56			
Nº de papilas caudales:						
Preanales	3 pares		4 pares		4 pares	
Adanales	1 par		1 glandular		1 par	
Postanales	7 pares		6 pares		6 pares	
Espícula:						
Longitud	0,25-0,33		0,388-0,394		0,388-0,394	
Anchura	0,02-0,032		0,021-0,027			
<i>Gubernaculum</i>	0,06-0,087		0,063			
Huevo <i>in utero</i> :						
Longitud		0,062-0,067		0,060		0,06-0,072
Anchura		0,04-0,047		0,048		0,048-0,051
Longitud cola	0,25-0,34	0,24-0,37	0,340	0,430	0,34	0,43

Todas las medidas aparecen en mm .

c.- Moravec (1966b)

d.- Moravec (1971)

TABLA LIX

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Paraquimperia tenerrima* EN
Anguilla anguilla CON NUESTROS RESULTADOS (y III)**

CARÁCTER	Presente estudio		e		f	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nº de ejemplares	20	20	12	12		
Localización	Intestino		Intestino		Intestino	
País de origen	España		España		Portugal	
Longitud total	4,7-8,1	5,4-9,8	6,30-7,10	9,04-10,04	7,0-8,5	7,0-12,0
Anchura máxima	0,12-0,2	0,18-0,26	0,12-0,19	0,20-0,25	0,10-0,15	0,12-0,22
Longitud faringe	0,027-0,037	0,03-0,035	Ø 0,22-0,32	Ø 0,36-0,368		
Longitud esófago	0,53-0,79	0,55-0,86	Ø 0,35-0,38	Ø 0,51-0,52	0,61-0,75	0,66-0,82
Anch. alas laterales	0,017-0,065	0,045-0,072			0,031-0,041	0,041-0,61
Distancia:						
Boca-anillo	0,27-0,46	0,3-0,39	0,28-0,32	0,36-0,39	0,317-0,348	0,338-0,368
Vulva-ext. post.		1,19-2,26		2,22-2,50		1,73-2,80
Nº de papilas caudales:						
Preanales	3 pares		4 pares		3 pares	
Adanales	1 par				1 par	
Postanales	7 pares		7 pares		7 pares	
Espícula:						
Longitud	0,25-0,33		0,256-0,264		0,276-0,317	
Anchura	0,02-0,032					
<i>Gubernaculum</i>	0,06-0,087		0,065-0,068		0,058-0,068	
Huevo <i>in utero</i> :						
Longitud		0,062-0,067		0,053-0,056		0,063-0,065
Anchura		0,04-0,047				0,038-0,045
Longitud cola	0,25-0,34	0,24-0,37	0,24-0,30	0,38-0,40	0,26-0,31	0,34-0,47

Todas las medidas aparecen en mm

e.- Ortega (1991)

f.- Saraiva (1994)

entre el 15% del otoño y el 56,66% del verano. En 1992, estos porcentajes fueron menores, variando entre un 0% en invierno y un 27,11% del verano. La intensidad de infestación fue máxima en invierno de 1991. Salvo esta situación, la intensidad se comportó muy regularmente, sin grandes altibajos, sobretodo en 1992.

Según estos resultados, puede observarse un máximo anual de la prevalencia en verano, obtenido a partir de un crecimiento en primavera. En otoño hay una caída no muy brusca hasta alcanzar el mínimo en invierno.

La observación del estado de desarrollo de los nematodos recogidos demuestra que el aumento de intensidad de infestación observado en invierno de 1991 coinciden con el máximo número de larvas, lo que parece indicar que las infestaciones tuvieron lugar curiosamente con mayor intensidad. En invierno de 1992, no se refleja la misma situación probablemente porque solamente fueron examinadas diez anguilas provenientes de un tramo cercano a la desembocadura, en donde el número de larvas aisladas fue menor.

La mayoría de los autores consultados también asignan a *P. tenerrima* un máximo de prevalencia en verano con incremento en primavera y decremento en otoño. Chubb (1961) denotó las siguientes incidencias en el área fluvial de Llyn Tegid: enero 0%; marzo 3,6%; mayo 1,7%; junio 2,5%; julio 60%, octubre 17%. Conneely & McCarthy (1986) dedujo, en un ambiente natural del oeste de Irlanda, que *P. tenerrima* es más común en verano.

Recopilando las observaciones de otros autores, Nie & Kennedy (1991) observaron, en tres localidades del sudoeste de Inglaterra, que los porcentajes eran superiores también en primavera-verano. Y por otro lado, Saraiva (1994) en un estudio de la parasitofauna de la anguila al norte de Portugal, concluyó que los períodos de máxima infestación se correspondían con la época de primavera-verano.

En resumen, parece que el modelo de variación estacional al que se ajustan nuestras observaciones se corresponde con el descrito en el mismo hospedador por otros autores.

5.3.3.- Sobre *Spinitectus inermis*

Fourment, en 1883, estableció el género *Spinitectus* para las especies de nematodos que presentaban las siguientes características morfológicas:

- Tamaño mediano, menor en los machos que en las hembras.

- Extremo cefálico en forma tronco-cónica, y extremo caudal con un estrechamiento a partir de la vulva en las hembras y del ano en los machos, siendo más afilado en el primer caso.
- Cuerpo con unos característicos anillos cuticulares de espinas.

Por tanto, al coincidir estas características diagnósticas con las observadas en nuestros ejemplares, podemos encuadrar dentro de *Spinitectus* los nematodos aislados en el ciego pilórico.

El criterio utilizado para distinguir las especies del género *Spinitectus* varía enormemente dependiendo del autor consultado. En primer lugar, un pequeño número de especies han sido descritas como el resultado del estudio de un único ejemplar, incluso en algunos casos éste era incompleto o inmaduro sexualmente. Ocasionalmente variaciones en distintas partes del cuerpo han sido consideradas como normales dentro de una especie. Y aun más, los estudios morfométricos han sido realizados en muchas ocasiones sobre nematodos pobremente extendidos.

Bajo estas condiciones, la tendencia en los estudios sistemáticos ha sido el de reducir el número de especies mediante sinonimias (Sood, 1968; Kalyankar, 1970b), aunque en algunos casos estas revisiones hayan sido criticadas (Sahay, 1970). En conclusión, podemos decir que el género *Spinitectus* necesita una revisión completa, ya que una de las más reciente (Kalyankar, 1974) sólo cubre 31 especies.

En opinión de Cordero del Campillo & Álvarez-Pellitero (1976) los valores morfométricos son importantes después del estudio de un número suficiente de ejemplares o cuando las diferencias cualitativas son patentes. Además, indican que en el caso del género que nos ocupa, es necesario una adecuada descripción del queilostoma, el cual, ha sido insuficientemente descrito en numerosas especies. Junto a esto, es importante indicar la localización del parásito, así como el hospedador y la distribución geográfica.

Dentro del género, *S. inermis* es el único parásito específico del tracto digestivo de *Anguilla anguilla*. Esta especie fue originalmente descrita por Zeder (1800) como *Goezia inermis*; más tarde Rudolphi (1819) añadió algunos datos a la anterior descripción. Dujardin (1845), como en el caso de los dos precedentes autores, denunciaron esta especie bajo el nombre de *Liorhynchus denticulatus*. Éstos no han sido los únicos nombres asignados a esta especie, ya que Schneider (1866) trabajando con material del Museo de Berlín, dio una breve

descripción, acompañada por dibujos, de la parte anterior y posterior del macho en la que la citaba como *Filaria denticulata*.

La descripción más completa de este nematodo se debe a Neveu-Lemaire (1927) realizada a partir de dos ejemplares obtenidos al este de los Pirineos; estos ejemplares fueron posteriormente revisados por Campana-Rouget (1961).

La especie *S. inermis* presenta los caracteres diferenciales del género anteriormente citados, y difiere de otras especies de distribución cercana tal como *S. gordonii* Cordero del Campillo & Álvarez-Pellitero, 1976, en que tiene mayor tamaño, número superior de espinas en el primer anillo cuticular, espículas mayores, disposición de las papilas caudales diferente y hospedador específico distinto.

A diferencia de nuestros ejemplares, Moravec (1979) indica que la característica más importante desde el punto de vista sistemático es la morfología de la cubierta de los huevos, ya que *S. inermis* es la única especie perteneciente al género con huevos provistos de cápsulas polares.

En este aspecto discrepamos con este autor, ya que nosotros hemos observado huevos elípticos, con pared gruesa, lisa y sin filamentos polares ni cápsulas gelatinosas. Descripciones similares a la nuestra fueron aportadas por otros autores (Rudolphi, 1819; Dujardin, 1845; Schneider, 1866; Neveu-Lemaire, 1927; Markowski, 1933).

Asimismo, Bychovskaya-Pavlouskaya *et al.* (1964) reseñan que los huevos de *S. inermis* presentan filamentos polares, siendo ésta la característica utilizada para diferenciar taxonómicamente esta especie del resto de *Spinitectus*. Según Moravec (1977), los autores rusos cometieron un error al combinar dos especies, por un lado *S. inermis* y por otro *S. echinatus* (actualmente considerada sinónimo de *S. inermis*), obtenidas, a su vez, de la monografía de Skrjabin (1923). Skrjabin (1923) tomó estos datos de Linstow (1909), quien atribuyó erróneamente a *S. echinatus* características propias de *S. oviflagelis*, especie que se distribuye entre especies marinas de peces, como son la presencia de huevos con filamentos polares.

Los diferentes tipos morfológicos de huevos que muestra el género *Spinitectus* puede compararse con los del género *Rhabdochona*, también perteneciente a la familia Cystidicolidae. Por estas razones numerosos autores crearon nuevas subfamilias, géneros y subgéneros (Janiszewska, 1955; Yamaguti, 1961; Rasheed, 1964, 1965; Moravec, 1972), aunque en posteriores estudios se consideró que no era significativa la división sistemática

basada únicamente en la forma de los huevos, puesto que éstos muestran unas características considerablemente adaptables, que cambian rápidamente en el proceso de especiación (Moravec, 1975).

En nuestra opinión y de acuerdo con Moravec (1975, 1979), también se pueden encuadrar las especies de *Spinitectus* en tres grupos morfológicos sin categoría taxonómica según el tipo de huevo: especies con huevos de superficie lisa sin ninguna formación externa, especies con huevos provistos de filamentos polares y especies con huevos con cápsulas polares.

También en relación con los huevos, hemos comprobado que existen diferencias de tamaño con algunas descripciones revisadas. Nuestro material fue mayor que el denunciado por Neveu-Lemaire (1927), Markowski (1933) y Campana-Rouget (1961), los cuales no superaron los 0,036 mm de longitud. En cambio, son muy parecidos a los citados por Moravec (1979), aunque como ya hemos señalado anteriormente muy diferentes en estructura.

En definitiva, parece ser que dentro del género e incluso a nivel de especie la variabilidad en tamaño y forma de los huevos, publicados en las descripciones, probablemente no tiene gran significación taxonómica. Por un lado el tamaño puede oscilar según el estado de madurez. Y por otro lado, la forma está aparentemente asociada con el medio natural en el que se desarrolla cada individuo. Esta convergencia adaptativa aparece, por ejemplo, en diferentes especies con huevos provistos de filamentos polares, las cuales parasitan únicamente peces marinos (Moravec, 1979).

En la Tabla LX comparamos los estudios más recientes de *S. inermis* con nuestros datos. Como se puede observar, nuestros ejemplares se ajustan con la mayoría de las características morfométricas aportadas por otros autores. En cambio difieren de Chubb (1961) y Skrjabin *et al.* (1971b) en el número y disposición de las papilas caudales. Asimismo Chubb (1961) reporta un tamaño de la espícula grande algo menor y por consiguiente una razón espicular inferior.

Por otro lado, el número de espinas del primer anillo es considerado muy significativo en la identificación taxonómica de las especies de *Spinitectus*, aunque este carácter puede variar posiblemente con la edad del helminto (Moravec, 1979). Cotejando nuestros ejemplares, no apreciamos tampoco diferencias en este sentido.

TABLA LX

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Spinitectus inermis* EN
Anguilla anguilla CON NUESTROS RESULTADOS (I)**

CARÁCTER	Presente estudio		a		b	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nº de ejemplares	20	20				
Localización	C. pilórico		Estómago		Estómago	
Longitud total	5,49-11,25	10,61-22,19	10	13-19	5,2-6,5	12
Espinas:						
Long. máxima	0,020	0,020				
Nº por anillo	52-64	60-68	56-58	56-60		
Longitud esófago:						
Muscular	0,27-0,412	0,27-0,49				
Glandular	1,325-2	1,25-2,19				
Razón Musc./Gland.	1:4,75	1:4,58		1:3,3		
Razón Esóf/Long. total	1:4,65	1:7,50		1:4,2		
Razón postvulva/prevulva		1:8,29		1:7,6		
Nº de papilas:						
Preanales	4 pares		4 pares		4 pares	
Adanales	0		0		1 par	
Postanales	6 pares		5-6 pares		4 pares	
Longitud espícula:						
Larga	0,87-1,082		0,960		0,65-0,80	
Corta	0,115-0,142		0,142		0,128-0,148	
Razón espicular	1:7,36		1:6,7		1:5,2	
Huevo:						
Longitud		0,04-0,047		0,034		
Anchura		0,022-0,025		0,020		
Forma		Liso				

Todas las medidas aparecen en mm

a.- Campana-Rouget (1961)

b.- Chubb (1961)

TABLA LX

**COMPARACIÓN DE DIFERENTES ESTUDIOS SOBRE *Spinitectus inermis* EN
Anguilla anguilla CON NUESTROS RESULTADOS (y II)**

CARÁCTER	Presente estudio		c		d	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Nº de ejemplares	20	20			5	1
Localización	C. pilórico		Estómago		Estómago	
Longitud total	5,49-11,25	10,61-22,19	10	13-19	5,81-14,00	21,95
Espinas:						
Long. máxima	0,020	0,020			0,015-0,018	0,018
Nº por anillo	52-64	60-68	56		70	
Longitud esófago:						
Muscular	0,27-0,412	0,27-0,49			0,296-0,489	0,571
Glandular	1,325-2	1,25-2,19			0,884-2,258	2,054
Razón postvulva/prevulva		1:8,29				1:8,97
Nº de papilas:						
Preanales	4 pares		4 pares		4 pares	
Adanales	0		0		0	
Postanales	6 pares		5 pares		6 pares	
Longitud espícula:						
Larga	0,87-1,082				0,663-1,068	
Corta	0,115-0,142				0,156-0,192	
Razón espicular	1:6,32-8,27				1:4,17-5,72	
Huevo:						
Longitud		0,04-0,047				0,048-0,051
Anchura		0,022-0,025				0,027
Forma		Liso				Cápsulado

Todas las medidas aparecen en mm

c.- Skrzabin *et al.* (1971b)

d.- Moravec (1979)

Finalmente señalar, también a nivel de identificación, que un carácter bastante constante y específico es la situación del poro excretor en relación con los anillos cuticulares. Nuestros ejemplares lo presentaban entre el cuarto y quinto anillo, ajustándose a la situación descrita por Moravec (1979) y típica también de otras especies del género como son *S. allaeri*, *S. gordonii*, *S. gracilis* o *S. plectroplites*.

En cuanto a las variaciones estacionales de la prevalencia e intensidad, *S. inermis* fue localizado regularmente a lo largo del año, apareciendo en todos los tramos examinados. Los máximos de prevalencia e intensidad son muy dispares entre los dos años estudiados. En 1991, se alcanzó el máximo de prevalencia en invierno, manteniéndose valores cercanos en primavera y otoño; en cambio la intensidad media fue máxima en otoño. En 1992, los porcentajes de primavera y otoño fueron muy similares al año anterior, pero curiosamente en verano se produjo el máximo anual y en invierno no apareció ningún caso positivo. La intensidad en este año fue también máxima en otoño.

La prevalencia total de parasitación de las infestaciones por *S. inermis* siempre han sido muy bajas. Markowski (1933) indicó un 3,4%, Chubb (1961) un 1,8% y Moravec (1977) un 9%. Parece ser, entonces, que pueda ser debido a que el ciclo biológico este influenciado en parte por variaciones estacionales (Moravec, 1979; Chubb, 1982). Pero sobre ello, aún no existen ningún estudio que demuestre este extremo.

En cambio, sí hay algunos datos sobre el comportamiento estacional de la prevalencia e intensidad de una especie del mismo género y muy cercana geográficamente. Álvarez-Pellitero (1979) observó que *S. gordonii*, parásito de *Oncorhynchus mykiss* y *Salmo trutta* en el norte de España, mostraba dos períodos de prevalencia elevada; uno más leve en primavera (marzo-abril) y otro máximo al principio del otoño (septiembre-octubre). Según la misma autora, las caldas que se producen aproximadamente en noviembre y de enero a febrero pueden deberse a la influencia de la freza y al deshielo primaveral, épocas ambas en que las truchas se alimentan menos.

Chubb (1982) basándose en estas conclusiones, indica que en el caso de *S. inermis* también se puede establecer hipotéticamente un modelo de cinética estacional con dos períodos de infestación; uno en primavera y otro al principio del otoño.

En cuanto a la influencia del tipo de alimento en el ciclo, nos encontramos, lo mismo que en el caso de Álvarez-Pellitero (1979), con la dificultad de no conocer exactamente los hospedadores intermediarios que participan en el ciclo. Aunque es posible que ninfas de

efemerópteros sean los hospedadores intermediarios de *S. inermis*, lo mismo que para *S. gracilis* y *S. gordonii* (Gustafson, 1939; Álvarez-Pellitero, 1979).

De acuerdo con todas estas observaciones, podemos señalar que *S. inermis* puede parasitar a la anguila durante todo el año. Aunque no podemos asegurar que sea significativamente diferente en una determinada estación y menos que se ajuste a dos períodos de infestación como proponen algunos autores.

5.4.- DISCUSIÓN SOBRE ACANTOCÉFALOS

5.4.1.- Sobre *Acanthocephalus clavula*

El género *Acanthocephalus* se caracteriza por tener el cuerpo de tamaño medio o pequeño, subcilíndrico y sin espinas cuticulares. Probóscide entre cilíndrica y oval, con o sin proceso anterior en los ganchos anteriores y medios de la trompa. Cerebro yaciendo en la mitad o en el extremo final del receptáculo de la probóscide. Lemniscos longitudinales o saculares. Testículos ovales. Normalmente seis glándulas del cemento piriformes o raramente tubulares. Con reservorio del cemento y vesícula seminal. Huevos de forma fusiforme, con la cubierta media con prolongaciones polares. Parásitos de peces, tanto marinos como de agua dulce. (Brown *et al.*, 1986; Khatoon & Bilquees, 1991).

La especie aislada en la región intestinal del tracto digestivo presenta los caracteres diferenciales del género anteriormente citados, y difiere de otras especies similares encontradas en *Anguilla anguilla* tales como *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788, en que es menor el número de hileras y de ganchos en la probóscide, ganglio cerebroideo en la parte posterior del receptáculo de la probóscide, glándulas del cemento en tres pares, y utiliza a *Proasellus meridianus* como hospedador intermediario obligatorio.

Cuatro especies perteneciente al género *Acanthocephalus* han sido citadas en la anguila europea: *A. anguillae*, *A. lucii*, *A. clavula* y *A. haranti*. La distribución en Europa de estas especies es muy amplia. Las tres primeras especies son bastante frecuentes y siempre, alguna o todas, aparecen reseñadas en los trabajos publicados sobre la parasitofauna de la anguila.

Debido a las considerables diferencias en muchos de los caracteres morfométricos entre individuos de la misma especie, el criterio actualmente seguido por la mayoría de los autores para la determinación de las especies del género se basa principalmente en las características morfológicas de la armadura de la probóscide.

Con objeto de poder simplificar la comparación de esta característica en un determinado *Acanthocephalus* con el resto de las especies incluidas en el mismo género, hemos compuesto la siguiente clave para las tres especies consideradas como válidas, según el estudio realizado sobre este género.

- 1.- Ganchos de la probóscide largos y prominentes, en 10 filas longitudinales y con 5-7 ganchos por fila *A. anguillae*
- Ganchos algo menos prominentes, en más de 10 filas longitudinales 2
- 2.- Con 12 a 16 filas longitudinales de ganchos en la probóscide, y en cada fila de 7 a 9 ganchos *A. lucii*
- Con 16 a 18 (20) filas longitudinales de ganchos en la probóscide y en cada fila más de 9 ganchos *A. clavula*

Otro carácter diagnóstico en la identificación de la especie es el conocimiento de su ciclo biológico, ya que estos acantocéfalos sólo pueden desarrollarse en una única especie de hospedador intermediario. *A. anguillae* y *A. lucii* prefieren como hospedador intermediario a *Asellus aquaticus* (Kamarova, 1950; Shtein, 1959), mientras *A. clavula* a *Proasellus meridianus* (Rojanapaibul, 1976, 1977).

La especie *A. aquaticus* es una especie de distribución euroasiática y no existe en la Península Ibérica (Henry & Magniez, 1977; Afonso, 1989). En consecuencia, se cabe esperar, tanto en cuanto este crustáceo es el único hospedador intermediario de *A. anguillae* y *A. lucii*, que estos helmintos no estén presentes en la Península Ibérica (Saraiva, 1994). Por otra parte, especies de *Proasellus* han sido observadas en el contenido gastroentérico de nuestras anguilas.

Por tanto y a la vista de todas estas observaciones, concluimos afirmando que nuestros ejemplares se tratan de *A. clavula*.

En cuanto a las variaciones estacionales de la prevalencia y de la intensidad, *A. clavula* fue localizado en todos los meses del año, a excepción de Febrero. En 1991, los porcentajes de parasitación oscilaron entre el 20% de primavera y el 3,3% del verano. En 1992, estos porcentajes se revelaron de diferente forma, con un mínimo en invierno del 0% y un máximo en verano del 28,81%. La curva de intensidad sigue un comportamiento similar.

Estos resultados no parecen que indiquen que la prevalencia se ajuste a un ciclo estacional o de maduración, en consonancia con las observaciones de otros autores (Chubb, 1964a; Kennedy & Lord, 1982; Saraiva, 1994).

Por otro lado, si tenemos en cuenta en primer lugar, que la prevalencia de este acantocéfalo depende de la proporción que exista en el medio de *Proasellus meridianus* (Chubb, 1963, 1964a), cuyo crecimiento se encuentra influenciado por la temperatura

(Rojanapaibul, 1976, 1977). Y en segundo lugar, las experiencias de Andrews & Rojanapaibul (1976) que demostraron que un intestino como el de *Anguilla anguilla* favorece el proceso reproductivo en las hembras, las cuales, según Rojanapaibul (1976), aparecen grávidas a lo largo de todo el año. Podemos entender algunas de las diferencias observadas entre los dos años en cuanto al ciclo estacional de la prevalencia e intensidad.

CONCLUSIONES

6.- CONCLUSIONES

- 1.- Los parasitismos por protozoos de *Anguilla anguilla* en España, a excepción de *Trypanosoma granulosum*, eran hasta el presente trabajo desconocidos. De ahí que ocho de las especies estudiadas, que gozan gran especificidad de hospedador, sean nuevas citas para nuestra fauna.
- 2.- Entre los protozoos estudiados, dos especies de los géneros *Octosporella* y *Neomyxobolus* no coinciden morfológicamente con las descritas en la literatura científica, por lo que se considera la posibilidad de que se traten de especies nuevas. *Octosporella* sp. amplía el área geográfica de distribución del género al continente euroasiático.
- 3.- Hemos encontrado algunas diferencias significativas de tamaño en tres especies de protozoos: *Trypanosoma granulosum*, *Ichthyophthirius multifiliis* y *Myxidium giardi*. En los tripomastigotes de *T. granulosum* y en los trofontes de *I. multifiliis* este polimorfismo posiblemente sea debido a la observación de distintos estadios de crecimiento. En cambio, en las esporas de *M. giardi* parece influir, además de las cualidades genéticas inherentes del mixosporidio, las características bioquímicas y fisiológicas del órgano del que se aísla.
- 4.- En el estudio helmintológico se han hallado 6 especies, de las cuales *Pseudodactylogyrus anguillae* y *Spinitectus inermis* suponen primeras citas en España. En general, la helmintofauna hallada en nuestras anguilas es muy similar a la de este hospedador en otras partes de Europa. Por otro lado, las especies que muestran prevalencias e intensidades de infestación claramente menores no podemos considerarlas como accidentales, como es el único caso del nematodo *Pseudocapillaria tomentosa*, ya que parásitos muy específicos de la anguilla, como es el cestodo *Bothriocephalus claviceps*, presenta porcentajes todavía inferiores.
- 5.- Dentro de los platelmintos, la ausencia de trematodos digénidos, como la especie eurixena *Deropristis inflata* frecuentemente detectada en estudios de las helmintocenosis de la anguilla europea, creemos que puede deberse a la ausencia de hospedadores intermediarios apropiados en el medio, como son los gasterópodos *Hydrobia* spp. o *Bithium* spp. En general, la fauna parasitaria de ciclo heteroxeno localizada en la anguilla ha estado determinada por la presencia de los invertebrados que actúan como hospedadores intermediarios.

- 6.- Destacamos la ausencia del ectoparásito branquial *Pseudoactylogyrus bini*, monogenea que fue introducido y aparece frecuentemente junto a *Pseudodactylogyrus anguillae*. Las razones pueden estar relacionadas con la influencia negativa de las temperaturas del agua de nuestros ríos en el desarrollo y crecimiento de esta especie.
- 7.- Se certifica, por otra parte, la ausencia de *Acanthocephalus lucii* y *A. anguillae* en la parasitofauna de la anguila en la Península Ibérica al no existir en nuestros ríos el isópodo hospedador intermediario obligatorio *Asellus aquaticus*.
- 8.- El porcentaje total de anguilas parasitadas fue del 94,71%. En un análisis global de las comunidades parasitarias, los parásitos dominantes en cada microhabitat son: el flagelado *Trypanosoma granulosum* en sangre, el mixosporidio *Myxidium giardi* en branquias, también los mixosporidios *Zschokkella stettinensis* y *Hoferellus gilsoni* en los conductos urinarios y el nematodo *Paraquimperia tenerrima* en el tracto digestivo. El resto de los órganos fue escasamente parasitado por *M. giardi* y *Myxobolus kotlani*.
- 9.- Para el tiempo de nuestra observación, en ninguna especie de protozoo estudiada se ha podido establecer justificadamente ciclos estacionales de prevalencia. Mientras que de la helmintofauna hallada, sólo *Pseudodactylogyrus anguillae* y *Paraquimperia tenerrima* parece presentar un modelo de dinámica estacional de la prevalencia e intensidad bien definido.
- 10.- No existen diferencias significativas en la parasitofauna aislada en las anguilas plateadas examinadas respecto al resto de anguilas no plateadas. Tampoco la prevalencia y la intensidad de las parasitaciones fueron distintas, mostrando valores normales.

BIBLIOGRAFÍA

7.- BIBLIOGRAFÍA

- AFONSO, O. (1989): Un nouvel asellide épigé du nord du Portugal *Bragasellus cortes* sp. n. (Crustacea, Isopoda, Asellidae). Données écologiques et systématiques. Publ. Inst. Zool. "Dr. Augusto Nobre", **212**: 16 págs.
- AGRAWAL, V. (1965): Some new nematode parasites from freshwater fishes of Lucknow. Indian J. Helminth., **17**: 1-17.
- AHMED, A. T. A. (1973): Kidney enlargement disease of goldfish in Japan. Jpn. J. Zool., **17**: 37-65.
- (1974): Morphology and life history of *Mitraspora cyprini* Fujita, parasitic in the kidney of goldfish. Jpn. Med. Sci. Biol., **26**: 87-101.
- AKHMEROV, A. K. (1960): Myxosporidia of fishes of the Amur river basin. Rybnoe Khozaystvo Vostoka Vostochnoy Sibiri, **5**: 239-308.
- (1970): Specificity of fish helminths expressed numerically. Mater. 4 Nauch. Koord. Konf. Probl. Parazit. Pribaltisk. Respub.: 33-36.
- (1975): A numerical expression of specificity of parasites. (En ruso). Trudi I Mosk. Medits. Inst. im. J. M. Sechenova (Aktualnie vopr. sovr. parazit.), **84**: 25-26.
- (1976): Latin names for the chitinous structures of the adhesive and the copulatory organs of some monogeneans. Trudi Biol. Poch. Inst., n. seria, **34**: 17-19.
- ALI, S. M. (1956): Studies on the nematodes parasites of fishes and birds found in Hyderabad State. Indian J. Helminth., **8**: 1-333.
- ALI, N., ABUL-EIS, E. S. & ABDUL-AMEER, K. N. (1988): Study on the parasites of common carp *Cyprinus carpio* and other freshwater fishes in Habbaniyah Lake, Iraq. Journal of Biological Sciences Research, **19** (2): 395-407.
- ALTUNEL, F. N. (1974): Contribution a l'étude des parasites de l'anguille (*Anguilla anguilla* L. 1758). These. Academie de Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 138 págs.
- ÁLVAREZ, J. J. & DOADRIO, I. (1986): Sobre la presencia de *Lampetra planeri* Bloch, 1784 en España. Doñana Acta Vertebrata, **13**: 158-160.

- ÁLVAREZ-PELLITERO, M. P. (1979): Helmintocenosis del tracto digestivo de la trucha en los ríos de León. Institución Fray Bernardino Sahagun, CSIC, León, 264 págs.
- ÁLVAREZ-PELLITERO, M. P. & GONZÁLEZ, M. C. (1986): *Eimeria* spp. from cyprinid fish of the Duero basin (north-west Spain). Journal of Fish Diseases, **9**: 325-336.
- AMIN, O. M. (1985): Classification. En: Biology of the Acanthocephala. Crompton, D.W.T. & Nicol, B.B. Cambridge Univ.Press, London: 27-72.
- (1987): Key to the families and subfamilies of acanthocephala, with the erection of a new class (Polyacanthocephala) and a new order (Polyacanthorhynchida). J. Parasitol., **73**: 1216-1219.
- AMLACHER, E. (1970): Textbook of fish diseases. T.F.H. Publications, Jersey City, N.J, 302 págs.
- ANDERSON, R. C. (1984): The origins of zooparasitic nematodes. Can. J. Zool., **62**: 317-328.
- (1992): Nematodes parasites of vertebrates. Their development and transmission. C.A.B. International, Wallingford, U.K., 578 págs.
- ANDERSON, R. C. & BAIN, O. (1982): Keys to genera of the superfamilies Rhabditoidea, Dioctophymatoidea, Trichinelloidea and Muspiceoidea. En: C.I.H., Keys to the nematode parasites of vertebrates, nº 9. Anderson, R.C., Chabaud, A.G. & Willmott, S. Eds., Farnham Royal, C.A.B. International, Wallingford, U.K.: 1-26.
- ANDERSON, R. C., CHABAUD, A. G. & WILLMOTT, S. (1974): CIH Key to the Nematode Parasites of Vertebrates. nº 1. C.A.B. International, Wallingford, U.K., 117 págs.
- ANDRASSY, I. (1976): Evolution as a basis for the systematization of nematodes. Pitman Publishing LTD, Budapest, 287 págs.
- ANDREWS, C. R. & ROJANAPAI BUL, A. (1976): The ecology of *Acanthocephalus clavula* (Dujardin, 1845) in the fish of Llyn Tegid, North Wales. Parasitology, **73**: 11-12.
- ARENILLAS, M & SAENZ, C. (1987): Guía física de España, 3. Los ríos. Alianza Editorial, Madrid, 386 págs.
- ARTHUR, J. R. & MARGOLIS, L. (1975): Revision of the genus *Haplonema* Ward and Magath, 1917 (Nematoda: Seuratoidea). Can. J. Zool., **53**: 736-747.

- AUERBACH, M. (1910): Die Sporenbildung von *Zschokkella* und das System der Myxosporidien. Zool. Anz., **35**: 240-256.
- AWACHIE, J. B. E. (1965): The ecology of *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788 (Acanthocephala) in a trout stream in North Wales. Ibid., **55**: 747-762.
- AZEVEDO, C., LOM, J. & CORRAL, L. (1989): Ultrastructural aspects of *Myxidium giardi* (Myxozoa, Mixosporaea), parasite of the European eel *Anguilla anguilla*. Diseases of Aquatic Organisms, **6**: 55-61.
- BAER, J. G. & EUZET, L. (1961): Classe de monogènes. En: Traité de Zoologie. Grasse, P., Masson & Cie., Paris: 243-325.
- BAIN & PHILIPPON (1969): Citado en ANDERSON (1992).
- BAIRD, W. (1853): Catalogue of the species of Entozoa or intestinal worms. Collection British Museum, London, 132 págs.
- BAUCHOT, M. L. & PRAS, A. (1987): Guía de los peces de mar de España y de Europa. Ediciones Omega, S. A., Barcelona, 432 págs.
- BAUER, O. N. (1958): Biologie und Bekämpfung von *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet. Z. Fisch. Hll fswiss., **7**: 575-581.
- (1959): Ekologija parazitov presnovodnij rib (Vziamootnosheniia parazita so sredoi obitaniia). Izv. Gosud. nauchno-issled. Inst. Ozer i Rech. Rib. Khoz. **49**: 5-206.
- (1962): The ecology of parasites of freshwater fish. En: Parasites of freshwater fish and biological basis for their control. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem: 3-215.
- (Ed.) (1984): Key to determination of parasites of freshwater fishes of the U.S.S.R. (En ruso). Nauka, Leningrado, 431 págs.
- BAUER, O. N., HOFFMANN, G. L. & EGUSA, S. (1981): Parasitic infections of economic importance in fishes. En Review of Advances in Parasitology. W. Slusarski Ed. PWN-Polish Sc. Pub., Warszawa: 425-443.
- BAYLIS, H. A. (1920): On the classification of the Ascaridae. I. The systematic value of certain characters of the alimentary canal. Parasitology, **12**: 253-264.

- (1928): Records of some parasitic worms from British vertebrates. Ann. Mag. Hist. Ser. 11, **4**: 473-498.
- (1929): Some parasitic nematodes from the Ulugara and Usumbara Mountains, Tanganyika territory. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 10, **4**: 327-381.
- (1930): Mission Saharienne Augiéras (Draper, 1927-1928) parasitic nematodes. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 2^a ser., **2**: 117-130.
- (1934): A little known Nematode Parasite of the Eel. Ann. Mag. Nat. Hist., **13**: 235-240.
- BECKER, C. D. (1967): *Trypanosoma occidentalis* sp. n. from freshwater teleosts in Washington State. Jour. Protozool., **14**: 153-156.
- (1977): Flagellate parasites of fishes. En: Parasitic protozoa, Vol. IV. Kreier, J. P. (Ed.), Academic Press, New York: 357-417.
- BECKER, D. A., DEAR, R. G. & HOLMES, P. D. (1966): A pre-impoundment survey of the helminth and copepod parasites of *Micropterus* spp. of Beaver reservoir in northeast Arkansas. Trans. Am. Fish. Soc., **95**: 23-24.
- BELPAIRE, C. (1990): Eel culture in Europe: past and present state. Aqua Culture Europe, **2**: 3-12.
- BEMMELEN, Van, A. A. (1866): Lijet van Visschen. En: Voor cene fauna V. Nederland 3, Herklots-Bowstoffen, Leyden: 388-91.
- BENEDEN, Van, P. J. (1849): Sur le développement des Tétrarhynches. Bull. de l'acad. roy. de Belg., **16**: 44-52.
- (1858): Mémoire sur les vers intestinaux. Paris.
- BERG, L. S. (1940): Clasification of fishes, both recent and fossil. Moscú. Akademiia Nauk S.S.S.R., **5** (2): 87-511.
- (1949): Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries, 3: Anguillidae-Zettrondontidae. Moskva: 929-1382.
- BEVERLEY-BURTON, M. (1984): Monogenea and Turbellaria. En: Guide to Parasites of fishes of Canada. Margolis, L. & Kabata, Z., Department of Fisheries and Oceans, Ottawa: 5-209.

- (1986): The taxonomic status of *Actinocleidus* Mueller, 1937; *Anchoradiscus*, *Clavunculus*, *Anchoradiscoides* y *Crinicleidus* North American Ancyrocephalids (Monogenea). J. Parasitol., **67** (4): 598-599.
- BEVERLEY-BURTON, M. & KLASSEN, G. J. (1990): New approaches to the systematics of the Ancyrocephalid Monogenea from Nearctic freshwater fishes. J. Parasitol., **76** (1): 1-21.
- BEVERLEY-BURTON, M. & SURIANO, D. M. (1980): *Cleidodiscus robustus* Mueller, 1934 (Monogenea: Ancyrocephalinae) from *Lepomis gibbosus* (Pisces: Centrarchidae) in Ontario, Canada: anatomy and systematic position. Canadian Journal of Zoology, **58**: 654-660.
- BIELOUS, E. B. (1965): Nematody presnovodnyi ryb Primorskogo kraia. Rabot. Gelmintol., **40**: 48-65.
- BOHL, M. (1968): Vorläufiger Bericht über Aalfütterungsversuche in Wielenbach. Z. Wasser Abwasser Forsch., **1**: 235-239.
- BOOMKER, J. (1993): Parasites of South African freshwater fish. V. Description of two new species of the genus *Spinitectus* Fourment, 1883 (Nematoda: Cystidicolidae). Onderstepoort Journal of Veterinary Research, **60** (2): 139-145.
- BOUSTEAD, N. C. (1982): Fish Disease recorded in New Zealand, with a discussion on potential sources and certification procedures. Fish. Res. Div. Occasional publication, **34**: 5-18.
- BRAUN, M. (1894-1900): Vermes: Abheilung Ib, Cestodes. En: Klassen und Ordnungen des Thierreichs, 4. H. G. Bronn Ed., Leipzig: 927-1731.
- BREINDL, V. (1915): Study on the blood parasites of freshwater fishes. (En chekoslovako). Rozpravy České Akademie Císarĕ Fratiĕka Josefa pro vědy, slovesnot a umĕni, **28**: 1-29.
- BREMSE, J. G. (1824): Icones helminthum systema Rudolphi entozoologicum illustrates. Viena, 12 págs.
- BROWN, A. F., CHUBB, J. C. & VELTKAMP, C. J. (1986): A key to the species of Acanthocephala parasitic in British freshwater fishes. J. Fish Biol., **28**: 327-334.
- BRUMPT, E. (1905): Trypanosomes et trypanosomoses. Rev. Scient., **IV**: 321.
- (1906): Sur quelques espèces nouvelles de trypanosomes parasites des poissons d'eau douce; leur mode d'évolution. C. R. Soc. Biol. (Paris), **60**: 160-162.

- (1949): Précis de Parasitologie, Vol. I. Masson et Cie, Paris.
- BRUNSON, R. V. (1956): Studies on Nematode parasites of New Zealand fishes. Thesis. Lib. Victoria, Univ. Wellington.
- BRUSLE, J. (1989): L'anguille et anguilliculture. En: Aquaculture, 2, 2ª ed. Gilbert Barnabé, Technique et Documentation, Lavosier: 803-836.
- BUCHMANN, K. (1988a): Temperature-dependent reproduction and survival of *Pseudodactylogyrus bini* (Monogenea) on the European eel (*Anguilla anguilla*). Parasitol. Res., **75**: 162-164.
- (1988b): Spatial distribution of *Pseudodactylogyrus anguillae* and *P. bini* (Monogenea) on the gills of the European eel, *Anguilla anguilla*. Journal of fish biology, **32**: 801-802.
- (1988c): Interactions between the gill-parasitic monogeneans *Pseudodactylogyrus anguillae* and *P. bini* and the fish host *Anguilla anguilla*. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., **8** (5): 98-100.
- (1988d): Epidemiology of Pseudodactylogyrosis in an intensive eel culture system. Diseases of aquatic organisms, **5**: 81-85.
- (1989): Microhabitats of monogenean gill parasites on European eel (*Anguilla anguilla*). Folia Parasitologica, **37**: 59-62.
- (1990): Influence of temperature on reproduction and survival of *Pseudodactylogyrus anguillae* (Monogenea) from the european eel. Folia Parasitologica, **37**: 59-62.
- BUCHMANN, K., KOIE, M. & PRENTO, P. (1987a): The nutrition of the gill parasitic monogenean *Pseudodactylogyrus anguillae*. Parasitol. Res., **73**: 532-537.
- BUCHMANN, K., MELLERGAARD, M. S. & KOIE, M., (1987b). *Pseudodactylogyrus* infections in eel: a Review. Diseases of Aquatic Organisms, **3**: 51-57.
- BÜTSCHLI, O. (1881): Myxosporidien. Zoologischer Jahrbuch für 1880, **1**: 162-164.
- BYCHOWSKY, B. E. (1933): Zametki o monogeneticheskij sosalshchijak roda *Dactylogyrus* Diesing karasei prudov zapovednogo parka Petergofskogo Biologicheskogo Instituta. Trudi Leningt. Obshch. Estest. Otdel. Zool., **62**: 269-296.
- (1937): Ontogenez i filogeneticheskie vzaimootnosheniia ploskij paraziticheskij chervei. Izv. Akad. Nauk SSSR, s. Biol., **4**: 1353-1383.

- (1957): Monogenetic trematodes, their systematics and phylogeny. Akad. Nauk. SSSR, 509 págs.
- BYKHOVSKAYA-PAVLOVSKAYA, I., GUSSEV, A. V., DUBININA, M. N., IZYUMOVA, N. A., SMIRNOVA, T. S., SOKOLOVSKAYA, I. L., SHTEIN, G. A., SHULMAN, S. S. & EPSHTEIN, V. M. (1964): Key to parasites of freshwater fish of the U.R.S.S. Akademiya Nauk S.S.S.R. Akademiya Nauk S.S.S.R. Zoologicheskii Institut., Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 919 págs.
- CAMPANA-ROUGET, Y. (1955): Sur deux nouveaux genres de spirurides parasites de poissons: discussion systématique des genres voisins. Annls. Parasit. hum. comp., **30**: 346-362.
- (1961): Nématodes de poissons. Résultats scientifiques de l'exploration hydrobiologique des les lacs Kivu, Edouard et Albert (1951-1954), **3**: 1-61.
- CANNING, E. U., COX, F. E. G., CROLL N. A. & LYONS, K. M. (1973): Natural history of Slapton Ley Nature Reserve VI. Studies on the parasites. Field Studies, **5**: 681-718.
- CANNON, L. R. G. (1973): Diet and intestinal helminths in a population of perch, *Perca flavescens*. J. Fish Biol., **5**: 447-457.
- CARPENTER, K. E. (1928): Life in inland waters with especial reference to animals. London, 267 págs.
- CARRERA, M. P. (1987): Parasitofauna de Tarentola delalandii y Chalcides viridanus de la isla de Tenerife. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid, 653 págs.
- CARUS, J. V. (1863): Räderthiere, Würner, Echinodermen, Coelenteraten und Protozoen. En: Handbook the Zoologie 2. Peters, W.C., Carus, J.V. & Gerstaecker, C.E: 422-600.
- CARVALHO-VARELA, M., CRUZ E SILVA, M. P., CUNHA-FERREIRA, V., & GRAZINA-FREITAS, M. S. (1984a): Perspectivas actuais do controlo dos parasites e parasitosis na anguicultura portuguesa. Actas Sem. Aquacult., INIP/APRH: 341-358.
- CARVALHO-VARELA, M., CUNHA-FERREIRA, V., CRUZ E SILVA, M. P., & GRAZINA-FREITAS, M. S. (1984b): Sobre a parasitofauna de enguia europeia *Anguilla anguilla* (L.) em Portugal. Rep. Trab. L.N.I.V., **16**: 143-150.
- CARVALHO-VARELA, M., CUNHA-FERREIRA, V., CRUZ E SILVA, M. P., MONTEIRO, M. T. & GRAZINA-FREITAS, M. S. (1981): Parasites and Parasitosis in fish culture in Portugal. J. World Maricul. Soc., **12** (2): 9-14.

- CÉPÈDE, M. C. (1906): *Myxidium giardi*, Cépède et al. prétendue immunité des Anguilles a l'égard des infections myxosporidiennes. C. Seances Soc. Biol. Paris, **60**: 170-173.
- CHABAUD, A. G. (1959): Phénomene d'évolution regresive des structures céphaliques et classification des nématodes Spiruroidea. Parassitologia, **1** (1): 11-20.
- (1965): Ordre des Ascaridida. En: Traité de Zoology. Systematique des Nématodes, IV, fasc. III, Grassé Ed., Masson et Cie, Paris: 932-1180.
- (1974): Keys to Subclasses, Orders and Superfamilias. En: C.I.H., Keys to the nematode parasites of vertebrates, n° 1, Anderson, R.C., Chabaud, A.G. & Willmott, S. Eds., Farnham Royal, C.A.B. International, Wallingford, U.K.: 1-15.
- (1975): Keys to genera of the order Spirurida. Part 2. Spiruroidea, Habronematoidea and Acuarioidea. En: C.I.H., Keys to the nematode parasites of vertebrates, n° 3, Anderson, R.C., Chabaud, A.G. & Willmott, S. Eds., Farnham Royal, C.A.B. International, Wallingford, U.K.: 29-58.
- (1978): Keys to genera of the superfamilies Cosmocercoidea, Seuratoidea, Heterokoidea and Subuluroidea. En: C.I.H., Keys to the nematode parasites of vertebrates, n° 6, Anderson, R.C., Chabaud, A.G. & Willmott, S. Eds., Farnham Royal, C.A.B. International, Wallingford, U.K.: 1-71.
- CHABAUD, A. G., CAMPANA-ROUGET, Y. & BRYGOO, E. R. (1960): Les Nematodes Seuratoidea. Ann. Parasitol. Hum. Comp., **35**: 316-346.
- CHAKRAVARTY, G. K., SAIN, S. K. & MAJUMDAR, G. (1961): A new nematode *Spinitectus bengalensis* from the fish *Notopterus notopterus*. Zool. Anz., **166**: 224-228.
- CHAN, B. & WU, B. (1984): Studies on the pathogenicity, biology and treatament of *Pseudodactylogyrus* for eels in fish farms. Acta Zool. Sin., **30**: 173-180.
- CHAPMAN, G. B. & KERN, R. C. (1983): Ultrastructural aspects of the somatic cotex and contractile vacuole of the ciliate, *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet. J. Protozool., **30**: 481-490.
- CHEN, C. L. (1955): The protozoan parasites from four species of Chines pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon piceus*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*. I. Protozoan parasites of *Ctenopharyngodon idellus*. Acta Hydrobiol. Sin., **1**: 123-124.
- (1956a): The protozoan parasites from four species of Chines pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon piceus*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*. II. Protozoan parasites of *Mylopharyngodon piceus*. Acta Hydrobiol. Sin., **1**: 19-42.

- (1956b): The protozoan parasites from four species of Chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon piceus*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*. III. Protozoan parasites of *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*. Acta Hydrobiol. Sin., **2**: 279-298.
- CHEN, C. L. & HSIEH, S. R. (1960): Studies on sporozoa from the freshwater fishes *Ophiocephalus maculatus* and *O. argus* of China. Acta Hydrobiol. Sin., **2**: 171-196.
- (1964): Parasitic flagellates of fishes from Hwa-Ma lake. Acta Hydrobiol. Sin., **5**: 37-55.
- CHEUNG, P. J., NIGRELLI, R. F., RUGGIERI, G. D. & CILIA, A. (1982): Treatment of skin lesions in captive lemon sharks *Negaprion brevirostris* (Poey), caused by monogeneans (*Dermophthirius* sp.). J. Fish Diseases, **5**: 167-170.
- CHITWOOD, B. G. (1933): A revised classification of the Nematoda. J. Parasitol., **20**: 1-131.
- (1958): The classification of the phylum Kinorhyncha (Reinhard, 1887) Pearse 1936. 15th International Congress of Zoology, **22**: 1-3.
- CHITWOOD, B. G. & CHITWOOD, M. B. (1974): Introduction to nematology. University Park Press, Baltimore, London, Tokyo, 334 págs.
- CHITWOOD, B. G. & WEHR, E. E. (1934): The value of cephalic structures as characters in nematode classification, with special reference to the superfam. Spiruroidea. Z. Parasitenkunde, **7** (3): 273-335.
- CHOUDHURY, A. & DICK, T. A. (1992): *Spinitectus acipenseris* n. sp. (Nematoda: Cystidicolidae) from the lake sturgeon *Acipenser fulvencens* (Rafinesque) in Canada. Systematic Parasitology, **22** (2): 131-140.
- (1993): Parasites of lake sturgeon *Acipenser fulvencens* (Chondrostei: Acipenseridae), from central Canada. J. Fish Biol., **42** (4): 571-578.
- CHUBB, J. C. (1961): A preliminary investigation of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid (Bala Lake), Merionethshire. Ph. D. Thesis, University of Liverpool.
- (1962): The parasite fauna of the fishes of Llyn Tegid, an oligotrophic lake. Parasitology, **52**: 20.
- (1963): On the characterisation of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid. Proc. Zool. Soc. Lond., **141**: 609-621.

- (1964a): Occurrence of *Echinorhynchus clavula* (Dujardin, 1845) nec Hamann, 1892 (Acanthocephala) in the Fish of Llyn Tegid (Bala Lake), Merionethshire. J. Parasit., **50**: 52-59.
- (1964b): A preliminary comparison of the specific composition of the parasite fauna of the fish of Llyn Padarn, Caernarvonshire, an oligotrophic lake, and Llyn Tegid (Bala Lake), Merionethshire, a late oligotrophic or early mesotrophic lake. Wiadom. parzytologiczne, **10**: 499-510.
- (1970): The parasite fauna of British freshwater fish. Aspects of fish Parasitology. Ed. Taylor A.E.R. Symposia of the British Society for Parasitology, **8**: 119-144.
- (1977): Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part I. Monogenea. Adv. Parasitol., **15**: 133-199.
- (1982): Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part IV. Adult Cestoda, Nematoda and Acanthocephala. Adv. Parasitol., **20**: 1-292.
- CHUBB, J. C., POOL, D. W. & VELTKAMP, C. J. (1987): A key to the species of cestodes (Tapeworms) parasitic in British and Irish freshwater fishes. J. Fish Biol., **31**: 517-543.
- CHUNG, H.-Y., LIN, I.-H. & KOU, G.-H. (1984): Study of the parasites on the gill of cultured eel in Taiwan. COA Fisheries Series, 10, Fish Dis. Res., **VI**: 24-33.
- CLEAVE, Van, H. J. (1941): Relationship of the Acanthocephala. Amer. Natur., **756** (75): 31-47.
- (1948): A detailed comparative study of eminent glands in males of the Acanthocephala. J. Parasitol., **34**: 20.
- CONNELLY, J. J. & MCCARTHY, T. K. (1984): The metazoan parasites of freshwater fishes in the Corrib catchment area, Ireland. Fish Biol., **24**: 363-375.
- (1986): Ecological factors influencing the composition of the parasite fauna of the European eel, *Anguilla anguilla*, in Ireland. Journal of fish biology, **28**: 207-219.
- COOPER, A. R. (1918): North American pseudophyllidean cestodes from fishes. Illinois Biol. Monographs, **4**: 381-400.
- COPLAND, J. W. (1979): A study of Myxosporidia infections in the European eel (*Anguilla anguilla*). Master Degree Thesis. University of Stirling.

- (1981a): Myxosporidiosis caused by *Myxidium giardi* in cultured eels. En: Wildlife diseases of the Pacific Basin and other countrys. Proc. 4th. Internat. Conf. of the Wildlife Dis. Assoc., Sidney: 175-177.
- (1981b): The ocurrence and distribution of *Myxidium giardi* Cépède, 1906 in wild and cultured European eel, *Anguilla anguilla* L., in England. J. Fish Dis., **4**: 231-242.
- (1982): *Myxobolus dermatobia* (Ishii, 1915) infection in wild eels, *Anguilla anguilla* L., in England. J. Fish Diseases, **5** (6): 549-552.
- (1983): The pathology of *Myxidium giardi* Cépède, 1906 infections in wild and cultured eels, *Anguilla anguilla* L. Journal of Fish Diseases, **6** (5): 451-460.
- CORDERO DEL CAMPILLO, M. & ÁLVAREZ-PELLITERO, M. P. (1974): Fish diseases problems in Spain and measures for control. Fish farm. Internat., **2**: 124-131.
- (1976): *Spiritectus gordonii* n. sp. (Nematoda: Spiruroidea) from brown and rainbow trouts in NW Spain. Revista Ibérica de Parasitología, **36** (1/2): 35-66.
- CORLISS, J. O. (1984): The kingdom Protista and its 45 phyla. Biosystems, **17**: 87-126.
- COTTRELL, B. J. (1977): A trypanosome from the plaice, *Pleuronectes platessa* L. J. Fish Biol., **11**: 35-47.
- CRANE, S. J. & EVERSOLE, G. A. (1980): Ectoparasitic fauna of glass eel and elver stages of american eel (*Anguilla rostrata*). Proc. World Maricul. Soc., **11**: 275-280.
- CSABA, G. (1976): An unidentifiable extracellular sporozoan parasite from the blood of the carp. Parasitol. Hung., **9**: 21-24.
- DALY, J. J. & DEGUISTI, D. L. (1971): *Trypanosoma catostomi* n. sp. from the white sucker *Catostomus commersoni* (Lacépède). J. Protozool., **18**: 414-417.
- DAOUDI, F., RADUJKOVIC, B., MARQUES, A. & BOUIX, G. (1987): Nouvelles espèces de coccidies (Apicomplexa, Eimeriidae) des genres *Eimeria* Schneider, 1875 et *Epieimeria* Dyková et Lom, 1981, parasites des poissons marins de la baie de Kotor (Yugoslavie). Bulletin du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris, serie 4, sección A, **9**: 321-332.
- (1989): Parasites des poissons marins du Monténégro: Coccidies. Acta Adriatica, **30**: 13-30.

BIBLIOGRAFÍA

- DAVIES, A. J. (1978): Coccidian parasites of intertidal fishes from Wales: systematics, development and cytochemistry. J. Protozool., **25**: 15-21.
- DAVIES, A. J. & BALL, S. J. (1993): The biology of fish coccidia. En: Advances in Parasitology, **32**. Academic Press, London: 293-366.
- DAWES, B. (1956): The trematoda. 1ª Ed., Cambridge University Press, London, 644 págs.
- (1968): The trematoda. 2ª Ed., Cambridge University Press, London, 644 págs.
- DAY, F. (1884): The fishes of Great Britain and Ireland. London: 240-53.
- DE, N. C. (1988): Data on the morphology of the nematode *Spinitectus minor* (Stewart, 1914) (Nematoda: Cystidicolidae). Folia Parasitologica, **35** (1): 41-45.
- DEBAISIEUX, M. P. (1925): *Myxidium giardi*, Cépède et la *Sinoulina gilsoni* n. sp. deux mixosporidies de l'anguille. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, **44**: 374-379.
- DECHTIAR, A. O. (1972): Parasites of fish from Lake of the Woods, Ontario. J. Fish. Res. Bd. Can., **29**: 275-283.
- DEELDER, C. L. (1970): Sinopsis of biological data on the eel *anguilla anguilla* (Linnaeus) 1758. FAO Fisheries Sinopsis, 80, Roma.
- DESCAMPS, B.; FOULQUIER L. & GRAUBY A. (1977): Etude des possibilités d'utilisation des eaux réchauffées en anguilliculture. La pisciculture française, **49**: 26-36.
- DESHMUKH, P. G. & SHENDGE, S. R. (1976): New host record of *Spinitectus major* Khera, 1956 and *Spinitectus armatus* Ali, 1956 from Marathwada region. Marathwada University Journal of Sciences, **15**: 189-192.
- DESSER, S. S., MOLNÁR, K. & WELLER, I. (1983): Ultrastructure of sporogenesis of *Thelohanellus nikolskii* Akhmerov, 1955 (Myxozoa: Myxosporaea) from the common carp *Cyprinus carpio*. J. Parasitol., **69**: 504-518.
- DOADRIO, I. (1988): Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes. Bonn. zool. Beitr., **39**: 113-128.
- DOADRIO, I. & ÁLVAREZ, J. J. (1982): Nuevos datos sobre la distribución del *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae) en España. Doñana Acta Vertebrata, **9**: 369-372.

- DOADRIO, I., ELVIRA, B. & BERNAT, Y. (1991): Peces continentales españoles. Inventario y clasificación de zonas fluviales. I.C.O.N.A., Madrid, 221 págs.
- DOFLEIN, H. (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena.
- DOGIEL, V. A. (1940): Coccidia from the testes of Clupeidae and their zoogeographical significance. Trudy Leningradskogo Obshestva Estestvoispatitielei, **68**: 32-39.
- (1961): Ecology of parasites of freshwater fishes. En: Parasitology of fishes. Dogiel, V. A., G. K. Petrushevski y Y. I. Polyanski Eds., Oliver & Boyd, Edinburgh, London: 1-47.
- (1963): Allgemeine Parasitologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- (1965): General Protozoology. Oxford University Press, London, 747 págs.
- DOLFUS & CAMPANA-ROUGET (1957): Citado en SKRJABIN *et al.* (1971b).
- DUJARDIN, F. (1845): Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Paris, 654 págs.
- DUPONT, F. (1984): Biologie des populations de *Bothriocephalus claviceps*, Cestode, Pseudophyllidea, parasite de l'Anguille européenne *Anguilla anguilla*. Thèse de 3 cycle. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 199 págs.
- DUPONT, F. & GABRION, C. (1986): Approche experimentale du role de l'hote paratenique dans la circulation du parasite *Bothriocephalus claviceps* Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidea). Ann. Parasitol. Hum. Comp., **61** (4): 423-429.
- (1987). Dynamique de populations de *Bothriocephalus calviceps* (Cestoda, Pseudophyllidea), parasite de l'Anguille *Anguilla anguilla* en Camargue. Vie et Milieu, **37** (2): 123-131.
- DUSZYNSKY, D. K., SOLANGI, M. A. & OVERSTREET, R. M. (1979): A new unusual eimerian (Protozoa: Eimeriidae) from the liver of the gulf killifish, *Fundulus grandis*. J. Wildl. Dis., **15**: 543-552.
- DYKOVÁ, I & LOM, J. (1979): Histopathological changes in *Trypanosoma danilewskyi* Leveran & Mesnil, 1904 and *Trypanoplasma borreli* Leveran & Mesnil, 1902 infections of goldfish, *Carassius auratus* (L.). J. Fish Dis., **2**: 381-390.
- (1981): Fish coccidia: critical notes on life cycles, clasification and pathogenicity. Journal of Fish Diseases, **4**: 487-505.

- (1983): Fish coccidia: An annotated list of described species. Folia Parasitologica, **30**: 193-208.
- EGE, V. (1939): A revision of the genus *Anguilla* Shaw: a systematic phylogenetic and geographical study. Dana Rep., **16**: 1-256.
- EGUSA, S. & HONMA, A. (1974): A diagnostic Manual of Eel Diseases occurring under Culture Conditions in Japan. Rickars WL, ed. UNC Sea Grant, North Carolina State University, Raleigh NC 27650, USA, Publications UNC-SG-78-06, 89 págs.
- EIRAS, J. C. (1988): *Trypanosoma granulorum* Laveran and Mesnil (1902) (Protozoa, Kinetoplastida) infesting *Anguilla anguilla* L., in Portugal. Cienc. Biol. Ecol., **8** (1/2): 29-36.
- EIRAS, J. C. & PAVANELLI, G. C. (1989): *Trypanosoma scrofae* sp. n. (Protozoa: Kinetoplastida) parásito de *Pochilodus scrofa* (Osteichthyes, Pochilodontidae) del río Paraná. Revista Ibérica de Parasitología, **49** (2): 111-115.
- EL-MATBOULI, M., FISHER-SCHERL, T. & HOFFMANN, R. W. (1992): Present knowledge on the life cycle, taxonomy and therapy of some Myxosporea spp. important for freshwater fish. Annual Rev. of Fish Diseases, 367-402.
- EL-MATBOULI, M. & HOFFMANN, R. W. (1989): Experimental transmission of two *Myxobolus* spp. developing bisporogeny via tubificid worms. Parasitol. Res., **75**: 461-464.
- (1990): Prevention of experimentally induced whirling disease in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* by fumagillin. Dis. aquat. Org., **10**: 109-113.
- (1991): Transmissionsversuch mit *Myxobolus cerebralis* und *M. pavlovskii* und ihre Entwicklung in tubificiden: Licht- und elektronenmikroskopische Befunde. Z. Fischerei Forschung Rostock, **29**: 70-75.
- ENGELBRECHT, H. (1958): Untersuchungen über den Parasiten befall der Nutzfische in Greiswalder Bodden und Kleinen Haff. Z. Fischerei, **7** (7/8): 481-511.
- ERGENS, R. (1959): K problému druhoé samostatnosti *Dactylogyrus nybelini* Markevich, 1933 (Monogenoidea). Vest. cs. zool. Spol., **23**: 156-160.
- (1961): The helminth fauna of two South-Bohemian pond system I. Cestoidea-Tapeworms. Cs. parasitol., **8**: 137-150.

- (1977): Problems in terminology of taxonomic characters of species belonging to *Gyrodactylus* Normand, 1832 (Monogeneoidea: Gyrodactylidae). Folia Parasitologica, **24**: 331-336.
- ERNST, P. (1975): Catch of an eel (*Anguilla anguilla*) north east of the Faroe Islands. Ann. Biol. Copenh., **32**: 175.
- ESCH, G. W., KENNEDY, C. R., BUSH, A. O. & AHO, J. M. (1988): Patterns in helminths communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. Parasitology, **96**: 519-532.
- ESSER, R. (1986): A water agar en face technique. Proc. Helminthol. Soc. Wash., **53** (2): 254-255.
- EUZET, L. & DOSSOU, C. (1979): Anatomie et position systematique du monogenea *Heterotesia voltae* Paperna, 1969. Bulletin de L'Institut Fondamental d'Afrique Noire, **41** (A/3): 505-512.
- EUZET, L. & KTARI, M. H. (1970): Le développement larvaire et la position systématique des *Calceostomatides* (Monogenea). C. R. Acad. Sc. Paris, serie D, **271**: 2332-2335.
- EWING, M. S., KOCAN, K. M. & EWING, S. A. (1983): *Ichthyophthirius multifiliis*. morphology of the cyst wall. Trans. Am. Microsc. Soc., **102**: 122-128.
- FERGUSON, H. W., LOM, J. & SMITH, I. (1985): Intra-axonal parasites in the fish *Notropis cornutus* (Mitchill). Vet. Pathol., **22**: 194-196.
- FIELD, D. W. & EVERSOLE, A. G. (1982): Parasites levels of stocked glass eel and elver stages of american eel. J. World Maricul. Soc., **13**: 268-273.
- (1984): Parasites of cultured eels. J. World Maricul. Soc., **15**: 326-332.
- FORREST, L. G. (1976): Eel: Capture, Culture, Processing and Marketing. Fishing News Books Ltd., Londres, 205 págs.
- FOURMENT, L. (1883): Sur les filaments ovulaires chez le nématodes. C. R. Séanc. Soc. Biol., **35**, 7 s., v 5: 575-578.
- (1884): Note sur un nématode nouveau, parasite du merlan. Annls. Sci. Nat. Zool., ser. 6, **17**: art. 5.
- FOURNIE, J. W. & OVERSTREET, R. M. (1983): True intermediate hosts for *Eimeria fundili* (Apicomplexa) from estuarine fishes. J. Protozool., **30**: 672-675.

- FRANÇA, C. (1907): Le trypanosome de l'anguille (*T. granulosum* Leveran & Mesnil). Arch. Inst. Bacter. Camars Pestana, **2**: 113.
- FREITAS, M. S. G. & MARTINS, H. M. (1983): The ichthyophthiriasis in cultures rainbow trouts. Repos. de Trabalhos do Lab. Nac. de Invest. Veterinaria, **15**: 117-122.
- FRIES, B., EKSTRÖM, C.U. & SUNDEVALL C. (1895): A history of Scandinavian fishes. Stockholm: 1023-36.
- FRÓES, D. M., FORTES, E., LIMA, D. F. & LEITE, V. R. V. (1978): Tres especies novas de trypanosomas de peixes de água doce do Brasil (Protozoa, Kinetoplastida). Rev. Bras. Biol., **38**: 461-468.
- FUHRMANN, O. (1928): Zweite Klasse des Cladus Platyhelminthes: Trematoda. Kükenthal's Handbuch d. Zool. Berlin & Leipzig, **2** (3): 1-140.
- (1930): Dritte Klasse des Cladus Platyhelminthes: Cestoidea. Kükenthal's Handbuch d. Zool. Berlin & Leipzig, **2** (1): 141-416.
- FUJITA, T. (1927): Studies on Myxosporidia of Japan. J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ., **16**: 229-247.
- (1928): On new species of nematodes from fishes of lake Biwa. Jap. J. Zool., **8**: 377-394.
- (1929): The skin disease of the eel. Annot. Zool. Jpn., **12**: 245-250.
- GAEVSKAYA, A. V., KOVALEVA, A. A. & KRASIN, V. K. (1985): New species of myxosporidian (Protozoa) from the urinary bladder of fish from the genus *Coryphaenoides* in the Atlantic and Pacific Oceans. (En ruso). Zoologicheskii Zhurnal, **64**: 1576-1579.
- GARCÍA JALÓN, D., PRIETO, G. & HERVELLA, F. (1989): Peces ibéricos de agua dulce. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, 110 págs.
- GHITTINO, P. (1978): Dropsy of reared elvers (*Anguilla anguilla*) linked with liver lipid degeneration. (En italiano). Riv. Ital. Piscicult. Ittiopatol., **13**: 97-100.
- GHITTINO, P., SMITH, F. G. & GLENN, J. S. (1974): A case report of Myxosporidia (*Myxidium giardi*) in the dermis of an American eel (*Anguilla rostrata*). Riv. Ital. Piscicult. Ittiopatol., **9**: 13-18.
- GOLOVIN, P. P. (1977): Monogeneans of eel during its culture using heated water. En: Investigation of Monogenoidea in U.S.S.R. Ed. Zoological Institute, U.S.S.R., Academic of Sciences, Leningrad: 144-150.

- GOLOVIN, P. P. & SHUKHGALTER, O. A. (1979): The biology of the monogenean parasites of eel from the genus *Pseudodactylogyrus*. Sb. Nauchn. Tr., Vses. Nauchno-Issled. Inst. Prudnogo Rybn. Khoz (Bolezni rybi bor'bas nimi), **23**: 107-116.
- GOLVAN, Y. J. (1959): Le Phylum des Acanthocephala. La classe des Eoacanthocephala (Van Cleave, 1936). Ann. Parasitol. Hum. Comp., **34**: 5-52.
- GOLVAN, Y. J. & BURON, De, I. (1988): Les hôtes des acanthocéphales. II. Les hôtes définitifs. 1. Poissons. Ann. Parasitol. Hum. Comp., **63** (5): 349-375.
- GONZÁLEZ, M. C. (1984): Estudios sobre Monogenea de Cyprinidae del río Esla. Tesis Doctoral. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, León, 459 págs.
- GRASSÉ, P-P. (1952): Trait de Zoologie.- Tome I, Fascicule I. Masson et Cie Eds., Paris, 1071 págs.
- (1960): Les myxosporidies sont des organismes pluricellulaires. C. R. Acad. Sci., Paris, **251**: 2638-2640.
- (1961): Trait de Zoologie.- Tome IV, Fascicule I. Masson et Cie Eds., Paris, 944 págs.
- GRASSI, G. B. & CALANDRUCCIO S. (1897a): Description of a *Leptocephalus brevirostris* and its metamorphosis into *Anguilla vulgaris*. Nature, **56**: 85.
- (1897b): Reproduction and metamorphosis of the eel. Citado por Liewes (1980).
- GÜNTHER, A. (1870): Catalogue of the fishes in the British Museum, **8**. London: 28-31.
- GUPTA, N. (1986): *Trypanosoma colisi* sp. n. from a fresh water fish, *Colisa fasciata* Bloch. Revista Ibérica de Parasitología, **46** (1): 1-6.
- GUPTA, P. C. & MASOODI, B. A. (1982): Three new and one known piscine nematodes from Kanpur. Kanpur University Research Journal, **3**: 57-70.
- (1990): Two new and one known spirurid nematode from freshwater fishes at Kappur. Indian Journal of Helminthology, **42** (1): 31-36.
- GUPTA, S. P. & VERMA, S. I. (1970): On three nematode parasites of fishes from Lucknow. Proc. Indian Sci. Cong. Ass., **57**: 460.

- (1979): A new nematode *Spinitectus muelleri* n. sp. from the intestine of a freshwater fish, *Notopterus notopterus* with a key to the species of the genus *Spinitectus*. Indian Journal of Helminthology, **29** (2): 144-149.
- GUSSEV, A. V. (1965): A new genus of monogenetic trematodes from the eel, genus *Anguilla*. Trudy zoology Institute of Leningrad, **35**: 119-125.
- (1976): Freshwater Indian Monogenoidea. Principles of systematics, analysis of the world faunas and their evolution. Indian J. Helminth., **25/26**: 1-241.
- (1978): Some controversial problems in classification of monogeneans. Folia Parasit., **25**: 323-331.
- (1979a): Some disputed questions of the systematics of monogeneans. Helminth. Abstr., **48**: 3937.
- (1979b): Bychovskijs wichtigste Prinzipien der Monogenea-Systematik. Angew. Parasit., **20**: 9-11.
- (1985): Parasitic metazoa. En: Key to the parasites of freshwater fish of the U.R.S.S. Vol 2. Bauer, O. N., Leningrad, 425 págs.
- GUSTAFSON, P. V. (1939): Life cycle studies on *Spinitectus gracilis* nad *Rhabdochona* sp. (Nematoda: Thelaziidae). J. Parasit., **25**: 12-13.
- HALL, M. C. (1916): Nematode parasites of Mammals of the Orders Rodentia, Lagomorpha and Hyracoidea. Proc. U. S. Nat. Mus., **50**: 1-258.
- HAMMAN, O. (1892): Das system der Acanthocephalan. Zool. Anz., **392** (15): 195-197.
- HANEK, G. & FERNANDO, C. H. (1978a): Seasonal dynamics and spatial distribution of *Urocleidus ferox* Mueller, 1934 a gill parasite of *Lepomis gibbosus* (L.). Ibid., **56**: 1241-1243.
- (1978b): Seasonal dynamics and spatial distribution of *Cleidodiscus stentor* Mueller, 1937 and *Ergasilus certrarchidarum* Wright, 1882, gill parasites of *Ambloplites rupestris* (Raf.). Ibid., **56**: 1244-1246.
- HANEK, G. & MOLNÁR, K. (1974): Parasites of freshwater and anadromous fishes from Matamek river system. Quebec. J. Fish. Res. Board Can., **31**: 1135-1139.
- HARGIS, W. J. (1953): Monogenetic trematodes of Westhampton Lake fishes. III. Part II. A discussion of host-specificity. Proc. helminth Soc. Wash., **20**: 98-104.

- (1957): The host-specificity of monogenetic trematodes. Va. J. Sci., **8**: 296.
- HAUSER, M. (1972): The intranuclear mitosis of the ciliates *Paracineteta limbata* and *Ichthyophthirius multifiliis*. I. Electron microscope observations on pre-metaphase stages. Chromosoma, **36**: 158-175.
- (1973): Actomyosin-like filaments in the dividing macronucleus of the ciliated protozoon *ichthyophthirius multifiliis*. Chromosoma, **44**: 49-71.
- HAWKINS, W. E., SOLANGI, M. A. & OVERSTREET, R. M. (1981): Ultrastructural effects of the coccidium, *Eimeria funduli* Duszynski, Solangi and Overstreet, 1979 on the liver of killifishes. J. Fish Dis., **4**: 281-295.
- HECKEL, J. & KNER, R. (1859): Die Süßwasserfische der Oestreichischen Monarchie. Leipzig, **8**: 319-26.
- HENRY, J.-P. & MAGNIEZ, G. (1977): Les Asellides (Crustacea, Isopoda, Asellota) des eaux souterraines d'Espagne et leur repartition. En: Comunicaciones del 6º Simposium de Espeleología, Bioespeleología, Tarrasa: 29-36.
- HINE, P. M. (1970): Studies on the parasites of some freshwater fish. Ph. D. Thesis. University of Exeter.
- (1975a): *Eimeria anguillae* Léger and Hollande, 1922 parasitic in New Zealand eels. N. Z. J. Mar. Freshwater Res., **9**: 239-243.
- (1975b): Three new species of *Myxidium* (Protozoa: Myxosporidia) parasitic in *Anguilla australis* Richardson, 1848 and *A. dieffenbachii* Gray, 1842 in New Zealand. J. R. Soc. N. Z., **5**: 153-161.
- (1978a): Variations in the spores of *Myxidium zealandicum* Hine, 1975 (Protozoa: Myxosporidia). N. Z. J. Mar. Freshwater Res., **12**: 189-195.
- (1978b): Distribution of some parasites of freshwater eels in New Zealand. N. Z. J. Marine and Fresh. Res., **12** (2): 179-187.
- (1979): Factors affecting the size of spores of *Myxidium zealandicum* Hine, 1975 (Protozoa: Myxosporidia). N. Z. J. Mar. Freshwater Res., **13**: 215-223.
- (1980a): A review of some species of *Myxidium* Butschli, 1882 (Myxozosporea) from eels (*Anguilla* spp.). J. Protozool., **27** (3): 260-267.
- (1980b): Distribution of helminths in the digestive tracts of New Zealand freshwater eels. 2. Distribution of nematodes. N. Z. J. of Marine & Freshwater Res., **14**: 339-347.

BIBLIOGRAFÍA

- HINE, P. M. & BOUSTEAD, N. C. (1974): A guide to disease in eel farms. Fisheries Research Division Occasional Publication, 6, N. Z. Ministry of Agriculture and Fisheries, Wellington, 28 págs.
- HOARE, C. A. (1964): Morphological and taxonomic studies on mammalian trypanosomes. X. Revision of the systematics. Jour. Protozool., **11**: 200-207.
- HOFER (1904): Die schalafsucht des karpfens. Allg. Fisch.-Zeit., **XIX**: 48.
- HOFFMAN, G. H. (1970): Parasites of North-American freshwater fishes. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.
- HOFFMAN, G. L. (1981): Two fish pathogens, *Parvicapsula* sp. and *Mitraspora cyprini* (Myxosporea) new to North America. En: Fish pathogens and enviroment in European polyculture. Proc. Int. Seminar., Olah, J., Molnár, K. and Jeney Z. Eds., Szarvas, Hungary, Fisheries Res. Inst., Szarvas: 184-197.
- HOLL, F. J. (1928): Two new nematodes parasites. J. E. Mitchell Scient. Soc., **43**: 184-186.
- HONIGBERG, B. M. (1964): A revised clasification of the phyium Protozoa (The Commitee of Taxonomy and Taxonomic problems of the Society of Protozoologist). J. Protozool., **11**: 7-20.
- HORNYOLD, G. A. (1915): *Ichthyotaenia macrocephala* en una anguila de Valencia. Bol. Real Soc. Español. Hist. Nat. Indices Naturales, **15**: 457.
- (1927): Los parásitos intestinales de la Anguila en España. Anales Inst. Nac. 2ª Enseñanza Valencia, **64**.
- HOSHINA, T. (1952): Notes on some myxosporidian parasites on fishes of Japan. J. Tokyo Univ. Fish., **39**: 69-89.
- HUET, M. (1946): Note preliminaire sur les relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. En: 13º Biol. Jaarboek, Dadonaea: 232-243.
- (1949): Apercu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. Schweiz. Z. Hydrol., **11**: 332-351.
- (1954): Biologie, profils an long et en travers des eaux courants. Bull fr. Piscic., **175**: 41.
- HVIDSTEN, N. A. (1985): Yield of silver eel and factors effecting downstream migration in the stream lmsa, Norway. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, **62**: 75-85.

- ICONA (1986): Lista Roja de los Vertebrados de España. Publicaciones del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, 400 págs.
- ILLIES, J. (1953): Die Besiedlung der Fulda (insbes. das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung. Ber. limnol. Flussta. Freudenthal, **5**: 1-28.
- ILLIES, J. & BOTOSANEANU, L. (1963): Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes considérées surtout du point de vue faunistique. Mitt. int. Ver. Limnol., **16**: 1-57.
- IMADA, R. & MUROGA, K. (1977): *Pseudodactylogyrus microrchis* (Monogenea) on the gills of cultured eels. I. Seasonal changes in abundance. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., **43**: 1309-1401.
- (1978): *Pseudodactylogyrus microrchis* (Monogenea) on the gills of cultured eels. II. Oviposition, hatching and development on the host. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., **44**: 571-576.
- INGLIS, W. G. (1967): The relationship of the nematode superfamily Seuratoidea. Jour. Helminth., **41**: 115-136.
- (1969): The evolution, host relationship and classification of the nematode superfamily Heterakoidea. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) ser. Zool., **15** (1): 1-28.
- ISHII, S. (1915a): Myxosporidiosis of the Japanese eel. (En japonés). Zoological Magazine, Tokyo, **27**: 372-382.
- (1915b): Lentospora disease of the eel. Zool. Magaz., Tokyo, **27**: 471-474.
- (1916): Myxosporidiosis parasites on the fins of Japanese eels. (En japonés). Zoological Magazine, Tokyo, **28**: 271-273.
- ISLAM, A. K. M. N. & WOO, P. T. K. (1991): Anorexia in goldfish *Carassius auratus* infected with *Trypanosoma danilewskyi*. Diseases of Aquatic Organisms, **11** (1): 45-48.
- IVASIK, V. M. & KULAKOVSKAY, A. O. P. (1959): O koktsidioze u karpov. Zoologicheskii Zhurnal, **38**: 1746-1750.
- IZIUMOVA, N. A. (1954): Materiali po metodike izucheniia spetsifichnosti monogeneticheskij sosalshchikov. Trudi Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, **16**: 229-243.
- (1956): Spetsifichnost *Dactylogyrus vastator* i *D. solidus* k ij joziaevam. Ibid., **16**: 217-228.

- (1970): On the parasitic specificity of some species of *Dactylogyrus* Diesing, 1850. J. Parasit., **56**: 164-165.
- IZIUMOVA, N. A. & MASHTAKOV, A. V. (1978): Biology of carp fish dactylogyrids in relation to the environment and physiological condition of hosts. En: Proc. IV Int. Cong. Parasit., sec. F. Varsovia: 101-102.
- JANISZEWSKA, J. (1955): *Rhabdochonoides barbi* g. n. sp. n. subfamily Rhabdochonoidinae subfam. n. (fam. Rhabdochonidae Skrjabin), an intestinal parasite in cyprinid fish. Acta parasitol. polonica, **3**: 233-244.
- JARECKA, L. (1959): On the life cycle of *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). Acta Parasit. Pol., **7**: 527-537.
- (1963): Complément à la connaissance du cycle évolutif de *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782), cestode de *Anguilla anguilla* L. Comptes Rend. Séanc. Acad. Sci., Paris, **256**: 4121-4122.
- (1964): Cycle évolutif à un seul hôte intermédiaire chez *Bothriocephalus calviceps* (Goeze, 1782) Cestode de *Anguilla anguilla* L. Ann. Parasitol. Hum. Comp., **39**: 149-156.
- JASTRZEBSKI, M. (1981): Występowanie swidrowców z rodzaju *Trypanosoma* Gruby, 1841 we krwi karpia (*Cyprinus carpio*, L.) i lina (*Tinca tinca*, L.). Wiadomosci Parazytologiczne, **27** (6): 753-761.
- (1984a): Coccidiofauna of cultured and feral fishes in fish farms. Wiad. Parazytol., **30**: 141-163.
- (1984b): Polimorfizm swidrowców *Trypanosoma* Gruby, 1841 występujących we krwi karasia srebrzystego (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)), okonia (*Perca fluviatilis* L.) i jazgarza (*Acerina cernua* (L.)). Wiadomosci Parazytologiczne, **30** (2): 169-181.
- JAYASRI, M. & HOFFMAN, G. L. (1982): Review of *Myxidium* (Protozoa: Myxozoa: Myxosporae). Protozool. Abstr., **6**: 61-91.
- JILEK, R. & CRITES, J. L. (1982a): The life cycle and development of *Spinitectus carolini* Holl, 1928 (Nematoda: Spirurida). Amer. Midl. Nat., **107**: 100-106.
- (1982b): The life cycle and development of *Spinitectus gracilis* (Nematoda: Spirurida). Trans. Am. Microsc. Soc., **101**: 75-83.

- JOHNSON, S. & KHERA, S. (1966): Observations on the taxonomy of the genus *Pseudoproleptus* Khera, 1953 and *Notopteroides* Chakravarty and Majumdar, 1962 (Spiruroidea: Nematoda). Indian J. Helminthol., **18**: 148-150.
- JOHNSTON, T. H. & CLELAND, J. (1910): The haematozoa of Australian fish, 1. Proc. of the Royal Society of New South Wales, **44**: 406-415.
- JOHNSTON, T. H. & MAWSON, P. M. (1940): Some nematodes parasitic in Australian freshwater fishes. Trans. R. Soc. S. Aust., **66**: 71-73.
- JONES, S. R. M. & WOO, P. T. K. (1991): Culture characteristics of *Trypanosoma catostomi* and *Trypanosoma phaleri* from North American freshwater fishes. Parasitology, **103**: 237-243.
- (1992a): Antigenic characterisation of cultured trypanosomes isolated from three species of fishes. Systematic Parasitology, **23** (1): 43-50.
- (1992b): Vector specificity of *Trypanosoma catostomi* and its infectivity to freshwater fishes. Journal of Parasitology, **78** (1): 87-92.
- (1993): Biology of *Trypanosoma burresoni* n. sp. from the american eel, *Anguilla rostrata*. J. Parasitol., **79** (4): 542-547.
- JOYEUX, C. & BAER, J. G. (1961): Classe des Cestodaires. En: Traite de Zoologie, vol. IV. P. P. Grassé, Ed., Masson et Cie, Paris: 327-560.
- JUSTINE, J.-L. & RADUJKOVIC, B. M. (1988): *Capillaria bairdii* n. sp. (Nematoda, Capillariidae), parasite du poisson *Parablennius gattorugine* en mer Adriatique. Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 4^e ser., **10**: 15-24.
- KAFUKU, T. & IKENOUE H. (Eds.) (1983): Modern Methods of Aquaculture in Japan. Elsevier Scientific, Amsterdam y Kodansha Ltd., Tokyo, 216 págs.
- KALYANKAR, S. D. (1970a): Taxonomic identity of *Spinitectus major* Khera, 1954 and *S. fossili* Lal, 1966 (Nematoda: Rhabdochonidae: Spinitectinae). Riv. Parassit., **31**: 231-232.
- (1970b): On a new species of *Spinitectus* (Nematoda: Rhabdochonidae: Spinitectinae) Fourment from India. Marathwada Univ. J. Sci., **9**: 57-60.

- (1971): A new nematode, *Neospinitectus ophiocephaligen* n. gen., sp. n. (Rhabdochoniidae: Spinitectinae) from a freshwater fish *Ophiocephalus punctatus* (Day.). Acta Parasit. pol., **19**: 247-249.
- (1973): *Spinitectus pandharinathi* n. sp. (Nematoda: Rhabdochoniidae: Spinitectinae) from the fish *Ophiocephalus striatus* (Day.): Riv. Parassit., **34**: 54-58.
- (1974): A historical review of the genus *Spinitectus* with a key of the world species of the genus *Spinitectus* Fourment, 1883. En: Proc. 3rd. Int. Cong. Parasit., **3**, München: 1630.
- KAMAROVA (1950): Citado en CHUBB (1982).
- KANE, M. B. (1966): Parasites of Irish fishes. Scient. Proc. R. Dubl. Soc. B., **1**: 205-220.
- KARVE, J. N. (1941): Some parasitic nematodes of fishes. J. Univ. Bombay, **10** (3) Biol. Sc. (10): 9-42.
- KARVE, J. N. & NAIK, G. G. (1951): Some parasitic nematodes of fishes. J. Univ. Bombay, A. Biol. Sci., **19**: 1-37.
- KAZIC, D. M. (1970): Endohelminths of economically most important fishes in lake Skadar (Yugoslavia). En serbo-croata. Thesis. Veterinary Faculty, Sarajevo.
- KAZIC, D. M., UBELAKER, J. F. & CANKOVIC, M. (1982): Endohelminthi jeguilje (*Anguilla anguilla*, Linne, 1758) skadarskog jezera I nekih pritoka. Ichthyologia, **14** (1): 41-53.
- KEARN, G. C. (1971): The physiology and behaviour of the monogenean skin parasite *Entobdella soleae* in relation to its host (*Solea solea*). En: Ecology and physiology of parasites. Fallis, A. M. University of Toronto Press, Toronto: 161-187.
- (1985): Observations on egg production in the monogenean *Entobdella soleae*. Int. J. Parasitol., **15**: 187-194.
- KENNEDY, C. R. (1970): The population biology of helminths of British freshwater fish. En: Aspects of fish parasitology. 8th. Sym. Brit. Soc. Parasit., Taylor, A. E. y Muller, R. Eds., Blackwell Scientific Publications, Oxford: 145-159.
- (1974): A checklist of British and Irish freshwater fish parasites with notes on their distribution. Journal of fish biology, **6**: 613-644.
- (1975): Ecological Animal Parasitology. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

- (1984): The dynamics of a declining population of the acanthocephalan *Acanthocephalus clavula* in eels *Anguilla anguilla* in a small river. Journal of fish biology, **25**: 665-677.
- KENNEDY, C. R. & FITCH, D. J. (1990) Colonization, larval survival and epidemiology of the nematode *Anguillicola crassus*, parasitic in the eel, *Anguilla anguilla*, in Britain. J. Fish Biol., **36**: 117-131.
- KENNEDY, C. R. & LORD, D. (1982). Habitat specificity of the acanthocephalan *Acanthocephalus clavula* (Dujardin, 1845) in eels *Anguilla anguilla* (L.). J. Helminthol., **56**: 121-129.
- KENT, M. L. & HEDRICK, R. P. (1985): The biology and associated pathology of *Goussia carpelli* (Léger and Stankovitch) in goldfish *Carassius auratus* (Linnaeus). Fish Pathol., **20**: 485-494.
- KHAN, D. & YASEEN, T. (1969): Helminth parasites of fish from east Pakistan. Bull. Dep. Zool. Panjab Univ., **4**: 1-33.
- KHAN, R. A. (1976): The life cycle of *Trypanosoma murmarensis* Nikitin. Can. J. Zool., **54** (11): 1840-1849.
- KHATOON, N. & BILOEES, F. M. (1991): Classification of Acanthocephala - A review. Proc. Parasitol., **11**: 22-70.
- KHERA, S. (1954): Nematode parasites of some indian vertebrates. Ind. H. Helminth., **6**: 27-133.
- KIKUCHI, H. (1929): Two new species of Japanese trematodes belonging to Gyrodactylidae. Annothes zoologycal japonese, **12**: 175-186.
- KO, R. C. & ANDERSON, R. C. (1969): A revision of the genus *Cystidicola* Fischer, 1798 (Nematoda: Spiruroidea) of the swimbladder of fishes. J. Fish. Res. Bd. Can., **26**: 849-864.
- KOIE, M. (1987): Eel parasites in freshwater and marine habitats in Denmark. En: Abstract of papers and posters of 2nd. Inter. Symp. Ichthyoparasitol., Sept. 27- Octob. 3, Tibany: 46.
- (1988a): Parasites in european eel, *Anguilla anguilla* (L.) from danish freshwater, brackish and marine localities. Ophelia, **29** (2): 93-118.
- (1988b): Parasites in eel, *Anguilla anguilla* (L.) from eutrophic Lake Esrum (Denmark). Acta Parasit. Pol., **33** (2): 89-100.
- (1991): Swimbladder nematodes (*Anguillicola* spp.) and gill monogeneans (*Pseudodactylogyrus* spp.), parasitic on the European eel (*Anguilla anguilla*). J. Cons. Int. Explor. Mer., **47**: 391-398.

- KOMOURDJIAN, M. P., HULBERT, W. C., FENWICK, J. C. & MOON, T. W. (1977): Description and first occurrence of *Myxidium zealandicum* (Protozoa: Myxosporidia) in the North American eel *Anguilla rostrata* Le Sueur. Can. J. Zool., **55**: 52-59.
- KOOPS, H. & HARTMANN, F. (1989): *Anguillicola* infestations in Germany and in German eel imports. J. Appl. Ichthyol., **1**: 41-45.
- KORTING, W. (1975): Larval development of *Bothriocephalus* sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) from carp (*Cyprinus carpio* L.) in Germany. J. Fish Biol., **7**: 727-733.
- KOVACS-GAYER, E., CSABA, G., BÉKÉSI, L. BUCSEK, M., SZAKOLCZAI, J. & MOLNÁR, K. (1982): Studies on the protozoan etiology of swimbladder inflammation in common carp fry. Bull. Eur. Ass. Fish Path., **2**: 22-24.
- KREIER, J. P. (1977a): Parasitic Protozoa, I. Academic Press, New York, 441 págs.
- (1977b): Parasitic Protozoa, III. Academic Press, New York, 563 págs.
- (1977c): Parasitic Protozoa, IV. Academic Press, New York, 386 págs.
- (1978): Parasitic Protozoa, II. Academic Press, New York, 730 págs.
- KRITSKY, D. C. & BOEGER, W. A. (1989): The phylogenetic status of the Ancyrocephalidae Bychowsky, 1937 (Monogenea:Dactilogyroidea). J. Parasitol., **75** (2): 207-211.
- KRÖYER, H. (1853): Denmarks Fiske 3. Copenagen: 616-617.
- KUDO, R. (1919): Studies on Myxosporidia. Illinois Biological Monographs, **5** (3/4): 241-503.
- (1920): Studies on Myxosporidia. A synopsis of genera and species of Myxosporidia. Illinois Biol. Monograph., **5** (3/4): 1-265.
- (1930): Myxosporidia. En: Problems and Methods of Research in Protozoology. Hegner, R.W., Andrews, J. M., New York: 303-324.
- (1933): A taxonomic consideration of *Myxosporidia*. Trans. Am. Microsc. Soc., **52**: 195-216.
- (1934): Studies on some protozoan parasites of fishes of Illinois. Illinois Biological Monographs, **13**: 1-41.

- KUHLMANN, H. (1976): Influence of temperature, food, size and origin on the growth and sexual differentiation of elvers (*Anguilla anguilla*). Symp. CIEM/CECPI sur la recherche et l'exploitation rationnelle des anguilles, **8**: 9 pàgs.
- (1979): The influence of temperature, food, initial size and origin on the growth of elvers (*Anguilla anguilla*). Reports et Procès-Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer, **174**: 59-63.
- KULAKOVSKAYA, O. P. (1956): Materiali do piznannia spetsifichnosti monogenetichnij sisuniv prsnovodnij rib. Nauk Zapiski Prirod. Muz. Inst. Agrobiol., Akad. Nauk Ukrain RSR, **5**: 78-80.
- KULWIEC, Z. (1936): Bodania nad gatunkami rodza *Dactylogyrus* Diesing. Bull. int. Acad. pol. Sci. Lett., Cl. Sc. Math. et Nat., B, sc. Nat., **1-2**: 113-144.
- LACEY, S. M. & WILLIAMS, J. C. (1983): *Epieimeria anguillae* (Léger & Hollande, 1922) Dyková & Lom, 1981 (Apicomplexa: Eucoccidia) in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). Journal of Fish Biology **23**: 605-609.
- LAL, C. (1966): Two new nematodes of the genus *Spinitectus* Fourment, 1883 from cat-fishes of North India. Labdev j. Sci. Technol., **4**: 121-123.
- LAMBERT, A. (1975): Développement post-larvaire d'*Actinocleidus* sp. Mueller, 1937 (Monogenea, Monopisthocotylea, Ancyrocephalidae). Hypothèse de la migration des onchoblastes chez des Dactylogyroidea. C. R. Acad. Sci. Paris, serie D, **281**: 1329-1332.
- (1977): Les Monogenes Monopisthocotylea parasites des Poisson d' eau douce de la France méditerranéenne. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 3er serie. Zoologie, **299**: 177-214.
- (1980a): Oncomiracidium et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes). 1er. partie: Développement post-larvaire. Annls. Parsit. Hum. Comp., **55**: 165-198.
- (1980b): Oncomiracidium et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes). 2a. partie: Structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea. Ibid., **55**: 281-325.
- LAMBERT, A., LE BRUN, N. & PARISIELLE, A. (1984): Présence en France de *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite branchial de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, en eau douce. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, **60**: 91-92.

- LANDAU, I., MARTEAU, M., GOLVAN, Y., CHABAUD, A. G. & BOULARD, Y. (1975): Hétéroxénie chez les coccidies intestinales de poissons. C. R. Acad. Sci. (Paris) Serie D, **281**: 1721-1723.
- LANDSBERG, J. H. (1983): Preliminary report of the occurrence of *Myxidium giardi* Cépède, 1906 in cultures elvers *Anguilla anguilla* L. Bull. Fish. Cult. in Israel, **35** (1): 18-27.
- LANDSBERG, J. H. & LOM, J. (1991): Taxonomy of the genera of *Myxobolus/Myxosoma* group (Myxobolidae: Myxosporea) current listing of species and revision of synonyms. Systematic Parasitology, **18**: 165-186.
- LANDSBERG, J. H. & PAPERNA, I. (1987): Intestinal infection by *Eimeria* (s. l.) *vanasi* n. sp. (Eimeriidae, Apicomplexa, Protozoa) in cichlid fish. Ann. Parasitol. Hum. Comp., **62**: 283-293.
- LAYDIG, F. (1857): Lehrbuch der histologie des menschen und der thiere. Frankfurt, 346 págs.
- LE BRUN, N., LAMBERT, A. & JUSTINE, J. L. (1986): Oncomiracidium morphogenèse du haptère et ultrastructure du spermatozoïde de *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea, Pseudodactylogyriidae n. fam). Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, **61**: 273-284.
- LE VAN HOA & PHAM-NGOC-KHUE (1967): Relation entre les Seuratoidea et les Cucullanidae par l'intermédiaire d'un nouveau nématode *Campanrougetia campanarougetae* n. g., s. sp., parasite des anguilles du Sud-Viet-Nam. Bull. Soc. Path. Exot., **60**: 393-398.
- LEBAILLY, C. (1905): Recherches sur les hématozoaires parasites des téléostéens marins. Arch. Parasitol., **10**: 348-404.
- LÉGER, L. & HOLLANDE, G. C. (1922): Coccidie de l'intestine de l'anguille. Compte Rendu Hebdomadaire des séances de l'Académie des Sciences (Paris), **168**: 904-906.
- LETCH, C. A. (1980): The life cycle of *Trypanosoma cobitis* Mitrophanow, 1883. Parasitology, **80**: 163-169.
- LEUCKART, R. (1848): Über die morphologie und die verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Ein Beitrag zur charakteristik und classification der Thierischen Formen. Braunschweig, 180 págs.
- LEVERAN, A. & MESNIL, F. (1901): Sur les flagellés à membrane ondulée des poissons (genres *Trypanosoma* Gruby et *Tripanoplasma* n. gen.). C. R. Acad. Sci. (Paris), **133**: 670-675.
- (1902): Des trypanosomes des poissons. Arch. Protistenk., **1**: 475-498.

- (1912): Trypanosomes et trypanosomiasis. Masson, Paris.
- LEVINE, N. D. (1980): Nematode Parasites of Domestic Animals and of Man. Burgess Publishing Company. Minneapolis, Minnesota. 477 págs.
- (1984a): The genera *Cryptosporidium* and *Epieimeria* in the coccidian family Cryptosporidiidae (Protozoa: Apicomplexa). Trans. Amer. Microscop. Soc., **103**: 205-206.
- (1984b): Nomenclatural corrections and new taxa in the apicomplexan protozoan. Trans. Amer. Microscop. Soc., **103** (2): 195-204.
- (1988): Progress in taxonomy of the Apicomplexan Protozoa. J. Protozool., **35** (4): 518-520.
- LEVINE, N. D., CORLISS, I. O., COX, F. E. G., DEROUX, G., GRAIN, B. M., HONIGBERG, G. F., LEEDALE, A. R., LOEBLICH, J. & LOM, J. (1980): A newly revised classification of the Protozoa. Jour. Protozool., **27** (1): 37-58.
- LEWIS J. W. & BALL S. J. (1980): Ultrastructure of the epimastigotes of the fish trypanosoma *Trypanosoma cobitis* Mitrophanow 1883, in the crop of the leech vector, *Hemiclepsys marginata*. Journal of Parasitology, **66** (6): 948-953.
- (1981): Electron microscope study of the epimastigotes of a fish trypanosome, *Trypanosoma cobitis*, in culture. Annals of Tropical Medicine and Parasitology, **75** (5): 533-538.
- LI, L. & DESSER, S. S. (1985): Three new species of *Octosporella* (Protozoa: Coccidia) from a cyprinid fish in Algonquin Park, Ontario. Canad. J. Zool., **63**: 1859-1862.
- LIEWES, E. W. (1980): A bibliography of *Anguilla* spp. (Pisces, Teleostei). University of Stirling, Escocia, 471 págs.
- LINSTOW, Von, O. (1878): Neue Beobachtungen an Helminthen. Arch. Naturg., **44**: 218-245.
- (1909): Parasitische Nematoden. Süsswasserfauna Deutschlands (Brauer), **15**: 47-83.
- LLEWELLYN, J. (1957): Host-specificity in monogenetic trematodes. Symposium on host specificity among parasites of vertebrates. University of Neuhatel: 199-211.
- (1963): Larvae and larval development of monogeneans. Advances in Parasitology, **1**: 287-326.

- (1965): The evolution of parasitic plathelminthes. En: Evolution of parasites transmission. Academic Press Inc., London: 19-30.
- (1968): Larvae and larval development of monogeneans. Advances in Parasitology, **6**: 373-383.
- (1972): Behavior of monogeneans. En: Behavioural aspects of parasite transmission. Canning, E.U. & Wright, C.A. Linnaean Society of London, Academic Press, London: 19-30.
- LOBÓN-CERVIÁ, J. & CARRASCAL, M. (1992): Seasonal timing of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in a cantabrian stream (North Spain). Arch. Hydrobiol., **125** (1): 121-126.
- LOM, J. (1969): Notes on the ultrastructure and sporoblast development in fish parasitizing myxosporidian of the genus *Sphaeromyxa*. Z. Zellforsch., **97**: 416-437.
- (1979): Biology of the trypanosomes and trypanoplasms of fish. En: Biology of the kinetoplastida. Lumsden, W. H. R. & Evans, D. A. Ed., Academic Press, New York: 269-337.
- (1990): Phylum Myxozoa. En: Handbook of Protoctista. Margulis, L., Corliss, J., Melkonian, M. & Chapman, D. J., Jones & Bartlett Publishers, Boston, 914 págs.
- LOM, J. & CORLISS, J. O. (1971): Morphogenesis and cortical ultrastructure of *Brooklynella hostilis*, a dysteriid ciliate ectoparasitic on marine fishes. J. Protozool., **18**: 261-281.
- LOM, J. & DYKOVÁ, I. (1982): Some marine fish coccidia of the genera *Eimeria* Schneider, *Epieimeria* Dyková and Lom and *Goussia* Labbé. Journal of Fish Diseases, **5**: 309-321.
- (1988): Sporogenesis and spore structure in *Kudoa lunata* (Myxosporaea, Multivalvulida). Parasitol. Res., **74**: 521-530.
- (1992): Protozoan parasites of fishes. Developments in Aquaculture and Fisheries Sciences, 26, Elsevier, Amsterdam, 315 págs.
- LOM, J., DYKOVÁ, I. & LHOTÁKOVÁ, S. (1982): Fine structure of *Sphaerospora renicola* Dyková and Lom, 1982 a myxosporean from carp kidney and commentes of the origin of pansporoblasts. Protistologica, **18**: 489-502.
- LOM, J., DYKOVÁ, I. & MACHACKOVA, B. (1986a): Experimental evidence of pathogenicity of *Trypanoplasma borreli* and *Trypanosoma danilewskyi* for carp fingerlings. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., **6**: 87-88.

- LOM, J., DYKOVÁ, I. & PAVLÁSKOVÁ, M. (1983): "Unidentified" mobile protozoans from the blood of carp and some unsolved problems of myxosporean life cycles. J. Protozool., **30**: 497-508.
- LOM, J., FEIST, S. W., DYKOVÁ, I. & KEPR, T. (1989): Brain myxoboliasis of bullhead, *Cottus gobio* L., due to *Myxobolus jiroveci* sp. nov.: light and electron microscope observations. J. Fish Dis., **12**: 15-17.
- LOM, J., KORTING, W. & DYKOVÁ, I. (1985b): Light and electron microscope redescription of *Sphaerospora tincae* Plehn, 1925 and *S. galinae* Evlanov, 1981 (Myxosporea) from the tench, *Tinca tinca* L. Protistologica, **21**: 487-497.
- LOM, J., MOLNÁR, K. & DYKOVÁ, I. (1986b): *Hoferellus gilsoni* (Debaissieux, 1925) comb. n. (Myxozoa, Myxosporea): redescription and mode of attachment to the epithelium of the urinary bladder of its host, the European eel. Protistologica, **22**: 405-413.
- LOM, J. & NOBLE, E. R. (1984): Revised classification of the class Myxosporea Bütschli, 1881. Folia Parasitologica, **31**: 193-205.
- LOM, J., PAULIN, J. J. & NOHÝNKOVÁ, E. (1978): Ultrastructural features of *Trypanosoma danilewskyi* with emphasis on the cytopharyngeal complex. Journal of Protozoology, **25** (3): 38.
- (1980): The fine structure of *Trypanosoma danilewskyi*. I. Presence of the citopharyngeal complex in bloodstream trypomastigotes. Protistologica, **16** (3): 365-373.
- LOM, J., PAVLÁSKOVÁ, M. & DYKOVÁ, I. (1985a): Notes of kidney-infecting species of the genus *Sphaerospora* Thélohan (Myxosporea), including a new species *S. gobionis* sp. nov., and on myxosporean life cycle stages in the blood of some freshwater fish. J. Fish Dis., **8**: 221-232.
- LOM, J., PIKE, A. W. & FEIST, S. W. (1991): Myxosporean stages in rete mirabile in the eye of *Gasterosteus aculeatus* infected with *Myxobilatus gasterostei* and *Sphaerospora elegans*. Dis. Aquat. Org., **11**: 67-72.
- LOM, J. & PUYTERAC de, P. (1965): Observations sur l'ultrastructure des trophozoites de myxosporidies. C. R. Acad. Sci. (Paris), **260**: 2588-2590.
- LOMAKIN, V. & TROFIMENKO, V. Y. (1982): Capillariids (Nematoda: Capillariidae) of freshwater fish of the fauna of the USSR. En ruso. Gelan, **31**: 60-87.
- LONNBERG, E. (1889): Bridag till kannedomen om i Sverige forekommand Cestoder. Bihang K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, **14**: 1-69.

- LOPES, R., SATAKE, T., BRENTAGANI, L. G., NUTISOBRINHO, A., BRITSKI, H. A. & RIBEIRO, R. D. (1989): Trypanosomes of Brazilian fishes III. *Trypanosoma dominguesi* sp. n. from armored catfish *Hypostomus alatus* Castelnau 1855 (Pisces, Loricariidae). Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, **64** (2): 83-88.
- LOPEZ-NEYRA, C. R. (1947): Helmintos de vertebrados ibéricos. Instituto Nacional de Parasitología, Granada, 1112 págs.
- LOZANO CABO, F. (1983): Oceanografía, biología marina y pesca. II: La flora y fauna marinas. Ed. Paraninfo, Madrid, 391 págs.
- LUCKY, Z. (1953): The finding of the cestode *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) in the intestine of eel from Trebou. Cas. Nar. musej odd. príř., **123**: 63-66.
- (1957): *Myxidium giardi*, Cépède, 1906, in Moravian eels. Sborník Vysoké Školy Zemedelské a Lesnické Falcuty Brne, Serie B5, **284**: 95-96.
- LYUBARSKAYA, O. D. & LAVRENT' EVA, Y. I. (1985): The parasite fauna of *Acipenser ruthenus* in the mid-Volga and the Kuibyshev reservoir. (En ruso). Parazitologiya, **19** (4): 320-323.
- MACCARTHY, T. K. & RITA, S. A. (1991): The occurrence of the monogenean *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin and Sproston) on the migrating silver eels in western Ireland. Irish Naturalist's Journal, **23** (12): 473-477.
- MACGRAW, J. L. & ALLISON, T. C. (1967): Helminth parasites of Centrarchidae from the Little River System of Texas. Swest. Nat., **12**: 332-334.
- MACKENZIE, K. (1978): *Eimeria* infection of blue whiting, *Micromesistius potassou* (Risso). Int'l. Council Explor. Sea, Pelagic Fish Committee, CM H, 54 págs.
- MALMBERG, G. (1970): The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea). Ark. Zool., **23**: 1-235.
- (1987): *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 y *G. truttae* Gläser, 1974 - two problematic species. Information Abo Akademi., **16**: 34.
- (1989). On *Gyrodactylus* and *Pseudodactylogyrus* in natural waters and fish farms. En: Proc. 14th. Scand. Symp. Parasitol. Information, **20**, Inst. Parasitol. Abo Akademi, Finland: 46.

- MAMAEV, Y. L. (1968): Gel'minti tunstov lishno-kitaiskogo moria. En: Helminths of animals of the Pacific Ocean. En ruso. Skrjabin K. I. & Mamaev, Y. L. Eds., Izdat. Nauka, Moscow: 5-27.
- MAMAEV, Y. L. & LEBEDEV, V. I. (1977): System of higher Monogenea in light of modern data. En: Investigations of Monogenoidea in U.S.S.R. Akad. Nauk Zool., Inst. Leningrad: 21-26.
- MANN, H. (1986): Aalparasit. entdeckt. Fisch und Fang, **8**: 41.
- MANTER, H. W. (1955): The zoogeography of trematodes of marine fishes. Expl. Parasit., **4**: 62-86.
- MARGOLIS, L. (1968): Review of the Japanese species of *Cystidicola*, *Metabronema* y *Rhabdochona* (Nematoda) from salmonoid fishes. Bull. Meguro Parasit. Mus., **2**: 23-44.
- MARGOLIS, L. & ARTHUR, J. R. (1979): Bull. Fish. Res. Board Can., 199, 270 págs.
- MARGOLIS, L., ESCH, G. W., HOLMES, J. C. KURIS, A. M. & SCHAD, G. A. (1982): The use of ecological terms in Parasitology (Report of an Ad Hoc Committee of the American Society of Parasitologists). J. Parasitol., **68**: 131-133.
- MARGOLIS, L. & KABATA, Z. (1967): The structure of the buccal region of *Salvelinmea* Trofimenko, 1962 (Nematoda: Cystidicolinae). Can. J. Zool., **45**: 1067-1072.
- MARGULIS, L., CORLISS, J. O., MELKONIAN, M. & CHAPMAN, D. (1990): Handbook of Protoctista. Jones & Bartlett Publishers, Boston, 914 págs.
- MARINČEK, M. (1965a): Koksidiozna infekcija sarana. Archiv Biologicheskikh Nauka, **17**: 165-172.
- (1965b): *Eimeria subepithelialis* chez le carpe. En: Progress in Protozoology. Proceedings of the 2nd. International Conference of Protozoology, 160-161. Excerpta Medica.
- (1978): Uticaj Kokcidje *Eimeria subepithelialis* na konstituciju sarana. Acta Parasitologica Iugoslavica, **9**: 3-12.
- MARKIW, M. E. (1989): Portals of entry for salmonid whirling disease in rainbow trout. Dis. Aquat. Org., **6**: 7-10.
- MARKOWSKI, S. (1933): Die Eingeweidewürmer der Fische des Polnischen Balticum (Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala). Arch. hydrobiol. i rybactwa. Suwalki, **7**: 1-58.

- (1966): The diet and infection of fishes in Cavendish Dock, Barrow-in-Furness. J. Zool., Lond., **150**: 183-197.

- MATSUI, I. (1952): Studies on the morphology, ecology and the pond culture of the Japanese eels *Anguilla japonica*. J. Shimonoseki Fish. Coll., **2**: 227-247.

- (1972): The study of eels (rearing techniques volume). (En japonés). Koseisha Koseikaku Ltd., 8 Mieicho, Shinjuku-ku, Tokyo, 245 págs.

- (1977): Clasification and distribution of eels. En: Fisheries in Japan: Eels. U. Noda Ed. Japan Marine Products Photo Materials Association, Tokyo: 213-216.

- MAWSON, P. M. (1968): *Inglisonema typos* gen. nov. sp. nov. (Nematoda: Seuratoidea: Inglisomatinae, subfam nov.) from an australian bird. Parasitology, **58**: 71-73.

- MEGGITT, F. J. (1924): Cestodes of Mammals. London, 282 págs.

- MEGLITSCH, P. A. (1937): On some new and known Myxosporidia of the fishes of Illinois. J. Parasitol., **23**: 467-477.

- (1960): Some coelozoic Myxosporia from New Zealand fishes. I. General and family Ceratomyxidae. Trans. R. Soc. N. Z., **88**: 265-365.

- MEHLHORN, H. (1988): Parasitology in focus. Facts and trends. Springer-Verlag, Heidelberg, New York, Berlin, 924 págs.

- MEHLHORN, H. & PIERKARSKI, G. (1993): Fundamentos de parasitología. Parásitos del hombre y de los animales domésticos. Acribia, Zaragoza, 391 págs.

- MELLERGAARD, S. & DALSGAARD, I. (1986): Disease problems in Danish eel farms. En: Proceedings 2nd International Colloquium of Pathology in Marine Aquaculture, 7-11 Sept., PAMAQ, Porto: 113.

- (1987): Disease problems in danish eel farms. Aquaculture, **67**: 139-146.

- MEYER, A. (1932): Acanthocephala. Bronn's Klassen and ordnungendes Tier-Reichs, **2**: 109-113.

- (1933): Acanthocephala. En: Dr. H. G. Bronn's Klassen and ordnungendes Tier-Reichs, **4**. Akademische Verlagsgesellschaft, MBH, Leipzig: 333-582.

- MIKAILOV, T. K. & IBRAGIMOV, S. R. (1977): The specificity of monogeneans of the genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850 from *Varicorhinus* and *Barbus*. (En ruso). En: *Issledovaniia monogenei v SSSR*. Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst., Leningrad: 62-65.
- MINCHIN, E. (1909): Observations on the flagellates parasitic in the blood of freshwater fishes. Proc. Zool. Soc. London, **1**: 2-31.
- MIROSHNICHENKO, A. J. (1981): *Neomyxobolus olae* n. sp. a new species of myxosporidian (Myxosporidia, Neomyxobolidae) in the minnow. (En ruso). Parazitologiya, **15**: 78-79.
- MIZELLE, J. D. (1936): New species of trematodes from the gills of Illinois fishes. Amer. Midl. Nat., **17**: 785-806.
- (1950): The use of monogenetic trematode parasites as an aid in the identification of fishes. Proc. Indiana Acad. Sci., **59**: 294.
- MIZELLE, J. D. & PRICE, C. E. (1964): Studies on monogenetic trematodes. XXV. Six new species of Ancyrocephalinae from the gills of *Zanclus canescens* (Linnaeus) with a key to the genera of Ancyrocephalinae. J. Parasitol., **50** (1): 81-89.
- MO, T. A., HASTEIN, T. & LUNDER, T. (1988): *Pseudodactylogyrus* en problemparasit i aleopdraet. Norsk Fiskeoppdrett, **9**: 30-31.
- MOLNÁR, K. (1970): Beiträge zur Kenntnis der Fischparasitenfauna Ungars VI. Cestoda. Nematoda. Acanthocephala. Hirudinea. Parasitic Hung., **3**: 51-76.
- (1976): Histological study of coccidiosis caused in the silver carp and the bighead by *Eimeria sinensis* Chen, 1956. Acta veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae, **76**: 303-312.
- (1977): On the synonyms of *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934. Parasitol. Hungarica, **10**: 61-62.
- (1979a): Studies on coccidia of Hungarian pond fishes. Coccidia and further prospects of their control. Proceeding of the International Symposium on Coccidia. Prague: 179-183.
- (1979b): Protozoan parasites of fish species indigenous in Hungary. Parasit. Hung., **12**: 5-8.
- (1983): Das Vorkommen von parasitären Hakensaugwürmern bei der Aalauzucht in Ungarn. Z. Binnenfischerei der DDR, **30**: 341-345.

- (1984): Occurrence of new monogeneans of Far East origin on the gills of fishes in Hungary. Acta Veterinaria Hungarica, **32**: 153-157.
- MOLNÁR, K. & BASKA, F. (1986): Light and electron microscopic studies on *Epieimeria anguillae* (Léger & Hollande, 1992), a coccidium parasitizing the European eel, *Anguilla anguilla* L. J. of Fish Diseases, **9** (2): 99-110.
- MOLNÁR, K., FISCHER-SCHERL, T., BASKA, F. & HOFFMAN, R. W. (1989): Hoferellosis in goldfish *Carassius auratus* and gibel carp *Carassius auratus gibelio*. Dis. Aquat. Org., **7**: 89-95.
- MOLNÁR, K. & HANEK, G. (1974): Seven new *Eimeria* spp. (Protozoa, Coccidia) from freshwater fishes of Canada. Journal of Protozoology, **21**: 489-493.
- MOLNÁR, K. & KOVACS-GAYER, E. (1986): Observations on the intracellular and coelozoic development stages of *Hoferellus cyprini* (Doflein, 1898) (Myxospora, Myxozoa). Parasit. Hung., **19**: 27-30.
- MOLNÁR, K., LOM, J. & MALIK, E. (1986): A skin disease of the eel caused by *Myxobolus kotlani* n. sp. J. Appl. Ichthyol., **2**: 42-48.
- MOLNÁR, K. & PELLÉRDY, L. (1970): Further studies on coccidia of freshwater fishes in Hungary. Acta veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae, **20**: 45-55.
- MOLNÁR, K. & RHODE, K. (1988): New coccidians from freshwater fishes of Australia. J. Fish. Dis., **11**: 161-171.
- MOLNÁR, K. & SÖVÉNYI, J. F. (1984): *Dermocystidium anguillae* infection in elvers cultured in Hungary. Aquacultura Hungarica, **IV**: 71-78.
- MONTICELLI, F. S. (1892): Appunti sui Cestodaria. Atti Accad. Sci. Fis. Math. e Nat. Napoli, **5**: 1-11.
- MOORTHY, M. C. (1938): *Spinitectus corti* n. sp. (Nematoda: Spiruridae). J. Parasitol., **24**: 319-332.
- MORAVEC, F. (1966a): On the systematics of the genus *Paraquimperia* Baylis, 1934 (Nematoda: Quimperidae). Helminthologia, **4** (7): 353-364.
- (1966b): The finding of the nematode *Paraquimperia tenerrima* (Linstow, 1878) from eels, *Anguilla anguilla* (L.) in Czechoslovakia. Folia Parasitologica, **13**: 182-186.
- (1967): The systematic status of the genus *Sterliadochona* Skrjabin, 1946 (Nematoda: Rhabdochonidae). Folia Parasitologica, **14**: 371-373.

-
- (1971): Nematodes of fishes in Czechoslovakia. Acta Sc. Nat. Brno, **5** (3): 1-49.
- (1972): A revision of African species of the nematode genus *Rhabdochona* Railliet, 1916. Vest. csf. Spol. zool., **36**: 196-208.
- (1974): Some remarks on the development of *Paraquimperia tenerrima* Linstow, 1878 (Nematoda: Quimperidae). Scr. Fac. Sci. Nat. Univ. Purk. Brun. Biol., **1** (6): 17-20.
- (1975): Reconstruction of the nematode genus *Rhabdochona* Railliet, 1916 with a review of the species parasitic in fishes of Europa and Asia. Studie CSAV, **8**: 1-104.
- (1977): First record of the nematode *Spinitectus inermis* (Zeder, 1800) from eels of Czechoslovakia. Folia Parasitologica, **24**: 85.
- (1978): Survey of endoparasitic helminths found in fishes of the Macha Lake fishpond system. Scripta Fac. Sci. Nat. UJEP Brun., Biol., **2** (8): 77-80.
- (1979): Redescription of the nematode *Spinitectus inermis* parasitic in eels, *Anguilla anguilla*, of Europe. Vestník Československé Společnosti Zoologické, **43** (1): 35-42.
- (1980): Revision of nematodes of the genus *Capillaria* from European freshwater fishes. Folia Parasitologica, **27**: 309-324.
- (1981): Invalidity of the genus *Thominx* Dujardin, 1845 (Nematoda: Capillariidae). Folia Parasitologica, **28**: 104.
- (1982): Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. Folia Parasitologica, **29**: 119-132.
- (1983): Observations of the bionomy of the nematode *Pseudocapillaria brevispicula* (Linstow, 1873). Folia Parasitologica, **30**: 220-241.
- (1985): Occurrence of endoparasitic helminths in eels (*Anguilla anguilla* (L.)) from the Macha Lake Fishpond Ssystem, Czechoslovakia. Folia Parasitologica, **32**: 113-125.
- (1987): Revision of capillariid nematodes (subfamily Capillarinae) parasitic in fishes. Academia.nak. Cesk. akademik ved. Praha, 3, 141 págs.
- MORAVEC, F. & AMIN, A. (1978): Some helminth parasites, excluding Monogenea, from fishes of Afganistan. Acta. Sc. Nat. Brno., **12**: 1-45.

- MORAVEC, F. & BARUS, V. (1971): Studies on parasitic worms from Cuban fishes. Vest. Čsl. Zool. Spol., **35**: 56-74.
- MORAVEC, F. & ERGENS, R. (1970): Nematodes from fishes and Cyclostomes of Mongolia. Folia Parasitologica, **17**: 217-232.
- MORAVEC, F., ERGENS, R. & REPOVÁ, R. (1984): First record of the nematode *Pseudocapillaria brevispicula* (Linstow, 1873) from aquarium fishes. Folia Parasitologica, **31**: 241-245.
- MORAVEC, F. & GUT, J. (1982): Morphology of the nematode *Capillaria pterophylli* Heinze, 1933, a pathogenic parasite of some aquarium fishes. Folia Parasitologica, **29**: 227-231.
- MORAVEC, F., KOHN, A. & FERNANDES, B. M. M. (1993): Nematode parasites of fishes of the Paraná River, Brazil. Part 3. Camallanoidea and Dracunculoidea. Folia Parasitologica, **40**: 211-229.
- MORAVEC, F. & NAGASAKA, K. (1989): Observations on some nematodes parasitic in Japanese freshwater fishes. Folia Parasitologica, **36**: 127-141.
- MORAVEC, F., ORECCHIA, P. & PAGGI, L. (1988): *Pseudocapillaria parablennii* sp. n. (Nematoda: Capillariidae) from a marine fish, *Parablennius gattorugine* (Brünn), from the Italian coast. Folia Parasitologica, **35**: 353-357.
- MORAVEC, F., RAZIA-BEEVI, M., RADHAKRISHNAN, S. & ARTHUR, J. R. (1993): *Pseudocapillaria indica* sp. n. (Nematoda: Capillariidae) from the snakehead, *Channa gachua* (Hamilton) (Pisces), from southern India. Folia Parasitologica, **40**: 35-38.
- MORAVEC, F. & SCHOLZ, T. (1991): Observations on some nematodes parasitic in freshwater fishes in Laos. Folia Parasitologica, **38**: 163-178.
- MORAVEC, F. & SEY, O. (1988): Nematodes of freshwater fishes from north Vietnam. Part 1. Camallanoidea and Habronematoidea. Vest. čs. Spolec. zool., **52**: 128-148.
- MORIARTY, C. (1972): Studies of the eel *Anguilla anguilla* in Ireland 1. In the lakes of the Corrib System. Irish Fish. Invest., **10**: 1-39.
- (1979): Age determination and growth rate of eels *Anguilla anguilla*. Journal of Fish Biology, **23**: 257-264.
- MOSER, M. & NOBLE, E. R. (1977a): Three genera of myxosporidia (Protozoa) in macrourid fishes. Int. J. Parasitol., **7**: 93-96.

- (1977b): *Zschokkella* (Protozoa: Myxosporida) in macrourid fishes. Int. J. Parasitol., **7**: 97-100.
- MOSEVICH, T.N. (1965): Electron microscopic study of the structure of the contractile vacuola in the ciliate *Ichthyophthirius multifiliis*. Acta Protozool., **3**: 61-67.
- MOZGOVOI, A. A. (1953): Ascaridata of animals and man and the diseases caused by them. Part I. Essentials of Nematodology, vol. II. (En ruso). Edited by K. I. Skrjabin, 390 págs.
- MUELLER, J. F. (1934): Parasites of Oneida Lake fishes. Part 4. Additional notes on parasites of Oneida Lake fishes, including descriptions of new species. Roosevelt Wild. Life Ann., **3**: 335-373.
- (1936): Studies on North American Gyrodactyloidea. Tr. Am. Micr. Soc., **55** (1): 55-72.
- MURAI, E. (1971): Tapeworms (Cestodes) parasitizing eels introduced into lake Balaton. Parasit. Hungarica, **4**: 145-155.
- MUSSELIUS, V. A., LAPTEV, V. I. & IVANOVA, N. S. (1965): O koktsidiose kaprov (soobshchenie vtoroe). Trudy VNIIPRCH, **13**: 69-78.
- MUUS, B. J. & DAHLSTROM P. (1981): Los peces de agua dulce de España y Europa. Ed. Omega, Barcelona, 232 págs.
- MUZZALL, P. M. (1986): Parasites of trout from the Au Sable River, Michigan, with emphasis on the population biology of *Cystidicoloides tenuissima*. Canadian Journal of Zoology, **64** (7): 1549-1554.
- NAGIBINA, L. F. (1979): Bykhovskii's system of Monogenoidea. En Memoriam B. E. Bykhovskii. Helminth. Abstr., **48**: 812.
- NAIDENOVA, N. N. (1966): *Spinitectus tamari* n. sp. a new nematode from fish of the Black Sea. En ruso. En: Gelmintofauna Zhivotnykh Yuzhnykh Morei, Naukova Dumka, Kiev: 42-45.
- NARASIMHAMURTI, C. C. & SARATCHANDRA S. (1980): Two new species of trypanosomes, *Trypanosoma channai* n. sp. from *Channa punctata* and *Trypanosoma qadrii* from *Clarias batrachus*. Proc. Ind. Acad. Sci. (Anim. Sci.), **89**: 371-376.
- NEEDHAM, E. A. (1969): Protozoan parasites of fish. Ph. D. Thesis, University of London.
- NELSON, J. S. (1976): Fishes of the World, 1ª Ed., John Wiley and Sons, New York, 405 págs.
- (1984): Fishes of the World, 2ª Ed., John Wiley and Sons, New York.

- NEMECZEK, A. (1922): *Über Zschokkella rovigensis* sp. nov. Arch. Protistenk., **45**: 390-400.
- NEVEU, A. (1981): Variations saisonnières et journalières de l'alimentation de l'anguille dans les conditions naturelles. Acta Oecol. (Oecol. applic.), **2**: 99-116.
- NEVEU-LEMAIRE, M. (1927): Un Nématode parasite rare de l'anguille *Spinitectus inermis* (Zeder, 1800). Bull. Soc. Zool. France, **52**: 87-92.
- (1936): Citado en CARRERA (1987).
- NEWMAN, M. (1977): Cutaneous myxosporidiosis in an American eel, *Anguilla rostrata*. Chesapeake Sci., **18**: 177-178.
- NIE, P. & KENNEDY, C. R. (1991): Seasonal population dynamics of *Paraquimperia tenerrima* (Linstow) (Nematoda) in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in three localities of Southwest England. Journal of Fish Biology, **39** (3): 441-449.
- (1992): Populations of *Bothriocephalus claviceps* (Goeze) (Cestoda) in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in three localities of Southwest England. Journal of Fish Biology, **41** (4): 521-531.
- NOBLE, E. R. (1950): On a myxosporidian (protozoan) parasites of California trout. J. Parasitol., **27**: 409-415.
- ODENSE, P. H. & LOGAN, V. H. (1976): Prevalence and morphology of *Eimeria gadi* (Fiebiger, 1913) in the haddock. Journal of Protozoology, **23**: 564-571.
- ODLAUG, T. O., ARSENAU, E. G. & BROWELL, G. H. (1962): Intestinal helminth of fish from Basswood lake, Superior National Forest, Minnesota. J. Parasitol., **48**: 31.
- OGAWA, K. (1984): *Pseudodactylogyrus haze* sp. nov., a gill Monogenean from the Japanese Goby, *Acanthogobius fluvimanus*. Jap. J. Parasitol., **33**: 403-405.
- OGAWA, K., CHUNG, H.-Y., KOU, G.-H. & IMADA, R. (1985): On the validity of an eel monogenean *Pseudodactylogyrus microrchis* Ogawa et Egusa, 1976. Bulletin of Japanese Society for Scientific Fisheries, **51**: 381-385.
- OGAWA, K. & EGUSA, S. (1976): Studies on eel pseudodactylogyrosis-I. Morphology and classification of three eel dactylogyrids with a proposal of a new species *Pseudodactylogyrus microrchis*. Bulletin of Japanese Society for Scientific Fisheries, **42**: 395-404.

- (1978): Seven species of *Gyrodactylus* (Monogenea: Gyrodactylidae) from *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae), *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) and *Anguilla* spp. (Anguillidae). Bul. Japanese Soc. Sci. Fish. **44**: 613-618.
- OGAWA, K. & HIOKI, M. (1986): Two New Species of *Gyrodactylus* (Monogenea: Gyrodactylidae) of Eel, *Anguilla japonica*, with some data on the Occurrence of Gyrodactylids in Greenhouse Culture at Yoshida, Shizuoka Prefecture, Japan. Fish Pathology, **21** (2): 89-94.
- OGAWA, M. & UEGAKI, J. (1923): Beobachtungen über die Blutprotozoen bei Tierren Formosa. Arch. für Protistenk., **57**: 14-30.
- OGDEN, C. G. (1967): *Spinitectus thurstonae* sp. nov. from a freshwater fish in Lake Victoria (Nematoda: Hedruridae). Revue Zool. Bot. Afr., **75**: 77-81.
- ORECCHIA, P., PAGGI, L., CATALINI, N., CATAUDELLA, S. & CESARINI, T. (1985): Su due mixozoi (Myxosporae: Bivalvulida) parassiti di *Anguilla anguilla* de fiume Tevere. Parassitologia, **23** (1/3): 210-213.
- ORTEGA, J. E. (1991): Contribución al estudio de la helmintoparasitofauna de especies con interés en acuicultura marina. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, 283 págs.
- OVERSTREET, R. M. (1970): *Spinitectus baeveri* sp. n. (Nematoda: Spiruroidea) from the bonefish, *Albula vulpes* (Linnaeus), in Florida. J. Parasit., **56**: 128-130.
- PALOMBI, A. (1949): Trematodi d'Italia. Part I. Trematodi monogenetici. Arch. Zool. Italiano, **34**: 203-408.
- PANTELOURIS, E. M., ARRASON, A. & TESCH, F.W. (1970): Genetic variation in the eel. Genet. Res. Camb., **16**: 277-284.
- PÁR, O. (1980): Cestodes of the genus *Bothriocephalus* in our fish. (En chekoslovaco). Veterinárstvi, **30** (4): 178-179.
- PARDO, L. (1928): Contribución a la parasitología de la anguila en Valencia. Bull. Inst. Catal. Hist. Nat., **20**.
- PARISELLE, A., LAMBERT, A. & EUZET, L. (1991): A new type of haptor in mesoparasitic monogeneans of the genus *Enterogyrus* Paperna, 1963, with a description of *Enterogyrus foratus* n. sp. and *E. coronatus* n. sp. in cichlids. Systematic Parasitology, **20**: 211-220.

- PARKER, J. C. (1965): Studies on the natural history of *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876, an ectoparasitic ciliate of fish. Thesis. Department of Zoology, University of Maryland, 83 págs.
- PARUKHIN, A. M. (1967): Kpoznaniiyu gelmintofauni ryby *Echeneis naucrates* iz Yushno-Kitaukogo moria. Uchen. Zap. gor. Kov. gos. Pedagog. Inst., **66**: 24-32.
- PAULIN, J. J., LOM, J. & NOHÝNKOVÁ, E. (1980): The fine structure of *Trypanosoma danilewskyi*. II. Structure and citochemical properties of the cell surface. Protistologica, **16** (3): 375-383.
- PELETEIRO, M. DA C. & MENDES, A. M. (1980): Myxosporidial infection (*Myxidium* sp.) in eels (*Anguilla anguilla*). Anais da Escola Superior de Medicina Veterinaria, Lisboa, **22**: 177-191.
- PELLÉRDY, L. (1974): Coccidia and Coccidiosis. 2ª Ed. Verlag Paul Parey, Berlin, 960 págs.
- PELLÉRDY, L. & MOLNÁR, K. (1968): Known and unknown eimerian parasites of fishes in Hungary. Folia Parasitologica, **15**: 97-105.
- PEREIRA, J. M. (1979): Helmintocenosis del tracto digestivo de los ciprínidos de los ríos de León. Tesis Doctoral. Facultad de Biología, León, 404 págs.
- (1980): Helmintocenosis del tracto digestivo de los ciprínidos de los ríos de León. Tesis Doctoral. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, León, 440 págs.
- PETERSON, W. B. & WOO P. T. K. (1984): Ultrastructural studies on mitosis in *Trypanosoma danilewskyi* (Mastigophora: Zoomastigophorea). Canadian Journal of Zoology, **62** (6): 1167-1171.
- PETTER, A. J. (1979): Trois nématodes parasites de poissons en Malaisie. Bull. Mus. Nat. His. Nat., Paris, ser. 4, **1**, sec. A3: 585-596.
- (1984): Nématodes de poisson du Paraguay II. Habronematoidea (Spirurida) description de 4 espèces nouvelles de la famille des Cystidicolidae. Revue Suisse de Zoologie, **91** (4): 935-952.
- (1987): Nématodes des poissons écuatoriens. Revue Suisse de Zoologie, **94** (1): 61-76.
- PETTER, A. J. & MORAND, S. (1988): Nématodes de poisson du Paraguay IV. Redescription of *Spinitectus jamundensis* Thatcher & Padilha, 1977 (Cystidicolidae, Nematoda). Revue Suisse de Zoologie, **95** (2): 377-384.
- PINTNER, T. (1928): Helminthologische Mitteilungen. Zool. Anz., **76**: 318-322.

- PINTO, J. S. (1956): Parasitic castration in males of *Sardina pilchardus* (Walb.) due to testicular infestation by the coccidia *Eimeria sardinae* (Thélohan). Revista de la Faculdade de Ciencias de la Universidade de Lisboa, Serie C, **5**: 209-224.
- PLEHN, M. (1924): Praktikum der Fischkrankheiten. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 202 págs.
- POCHE, F. (1926): Das system der Platyodaria. Arch. Naturges., **91**: 1-458.
- POOL, D. W. (1988): An experimental study of the biology of *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 (Cestoda: Pseudophyllidae). Index to Theses Accepted for Higher Degrees in the Universities of Great Britain and Ireland, **37** (4): 1614.
- POWELL, A. M. (1966): A preliminary investigation of the biology and parasite fauna of the charr (*Salvelinus alpinus perisi*). Ph. D. thesis. University of Liverpool.
- PRICE, E. W. (1937): North American monogenetic trematodes. I. The superfamilia Gyrodactyloidea. J. Wash. Acad. Sc., **27**: 114-130.
- QADRI, S. S. (1955): The morphology of *Trypanosoma striati* n. sp. from Indian freshwater fish. Parasitol. Res., **76**: 79-85.
- (1962a): An experimental study of the life cycle of *Trypanosoma danilewskyi* in the leech, *Hemiclepsis marginata*. Journal of Protozoology, **9**: 254-258.
- (1962b): *Trypanosoma willoughbii* n. sp. from British freshwater fish, *Salvelinus willoughbii*. Riv. Parassitol., **23**: 1-9.
- QUINTEIRO, P. (1990): Helmintos parásitos de peces de las costas gallegas. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. Santiago.
- RAI, P. (1969): On some of the hitherto known and unknown nematode parasitic in some of the freshwater siluroid fishes. Indian J. Helminth., **21**: 94-108.
- RAILLIET, A. & HENRY, A. C. L. (1915): Sur les Nématodes du genre *Goezia* Zeder. Bull. Soc. Path. Exot., **8**: 270-275.
- RAPACZ, E., IVERSEN, E. S. & FEIGENBAURN, D. (1973): *Zschokkella floridanae* sp. n. (Myxosporidea) from goldspotted killifish, *Floridichthys carpio*. J. Protozool., **20**: 367-369.

- RASHEED, S. (1964): On *Hepatinema karachiensis* gen et sp. nov. (Thelaziidae Railliet, 1916) from a marine fish of Pakistan, with a note on the genus *Filochona* (Saidov, 1953) Yamaguti, 1961 J. Helminthol., **38**: 63-76.
- (1965): Observations on the spiruroid nematodes of fish with a revision of the genus *Metabronema* Yorke and Meplestone, 1926. Zeitschrift zool. Syst. Evolutionsforschung, **3**: 359-387.
- RASS, T. S. & LINDBERG, U. (1971): Modern concepts of the classification of living fishes. J. Ichthyol., **11** (2): 302-319.
- RAUTELA, A. S. & MALHOTRA, S. K. (1985): Redescription of *Spinitectus batrachi* (Lal, 1966) (Nematoda: Spinitectinae) with a taxometric approach. Himalayan Journal of Sciences, **4/5** (1): 40-44.
- RAWSON, D. (1952): The occurrence of parasitic worms in British freshwater fishes. Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 12, **5**: 877-888.
- RAWSON, M. V. & ROGERS, W. A. (1973): Seasonal abundance of Ancyrocephalinean (Monogenoidea) parasites of bluegill, *Lepomis macrochirus* Raf. J. Wildl. Diseases, **8**: 255-260.
- REICHENBANCH-KLINKE, H. H. (1982): Enfermedades de los peces. Acribia, Zaragoza, 508 págs.
- REICHENBANCH-KLINKE, H. H. & STURM, C. (1973): *Myxidium*. Fisch und Umwelt, **1**: 51-57.
- REIMER, L. W. (1987): Bewegungen der Aale des Ostsee vor der Laichwanderung auf Grund ihrer Parasitierung. Wiss. Z. Hochschule Güstrow, **25**: 157-166.
- RENAUD, F. & GABRION, C. (1984): Polymorphisme enzymatique de populations du groupe *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776) (Cestida, Pseudophyllidea). Étude des parasites de divers téléostéens des côtes du Finistère. Bull. Fr. Parasitol., **2**: 95-98.
- RENAUD, F., GABRION, C. & PASTEUR, M. (1983): Le complexe *Bothriocephalus scorpii* (Mueller, 1776): différenciation par électrophorèse enzymatique des espèces parasites du Turbot (*Psetta maxima*) et de la Barbue (*Scophthalmus rhombus*). C. R. Acad. Sc., Paris, **296**: 127-129.
- RENAUD, F., GABRION, C. & ROMESTAND, B. (1984): Le complexe *Bothriocephalus scorpii* (Mueller, 1776): différenciation des espèces parasites du Turbot (*Psetta maxima*) et de la Barbue (*Scophthalmus rhombus*). Études des fractions protéiques et des complexes antigéniques. Ann. Parasitol. Hum. Comp., **53**: 143-149.

- RIBEIRO, R. D., LOPES, R., SATAKE, T., NUTISOBRINHO, A. & BRITSKI, H. A. (1990): Trypanosomes of Brazilian fishes IX. *Trypanosoma pintoï* sp. n. from armoured catfish *Hypostomus* sp. (Pisces, Loricariidae) from Mogi-Guaçu River, Municipality of Pintagueras, SP, Brazil. Revista Brasileira de Biologia, **50** (3): 559-562.
- RHODE, K. (1975): Fine structure of the Monogenea, especially *Polystomoides* Ward. Advances in Parasitology, **13**: 1-33.
- RID, L. E. (1973): Helminth parasites of the long-finned eel, *Anguilla dieffenbachii*, and the short-finned eel, *A. australis*. Mauri Ora, **1**: 99-106.
- ROJANAPAIJUL, A. (1976): The life cycle of *Acanthocephalus clavula* (Dujardin, 1845), an acanthocephalan of fish in Llyn Tegid, North Wales. Parasitology, **73**: 11.
- (1977): The biology and the life history of *Acanthocephalus clavula* Dujardin, 1845 in Llyn Tegid (Bala lake), North Wales. Ph. D. Thesis, University of Liverpool, Liverpool.
- ROJO, A. L. (1988): Diccionario enciclopédico de anatomía de peces. Monografía del Instituto Español de Oceanografía nº 3, Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid, 566 págs.
- ROQUE, M., PUYTORAC, P. & LOM, J. (1967): L'architecture buccale et la stomatogénèse d'*Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876. Protistologica, **3**: 79-90.
- ROSSI, R. & COLOMBO G. (1979): Some observations on age, sex and growth of silver eels (*Anguilla anguilla*) in North Adriatic lagoons. Rapports et Procès-Verbaux des Réunions, Conseil Internationale pour l'Exploration de la Mer, **174**: 64-69.
- ROUSKOVÁ, H. & KULDA, J. (1983): Growth and transformation of *Trypanosoma danilewskyi* in a liquid medium. Folia Parasitol., **30**: 295-301.
- RUDOLPHI, C. A. (1808-1810): Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis. Books I y II. Amsterdam, 527 págs.
- (1819): Entozoorum synopsis cui accedunt mantisa duplex et indices locupletissimi. X. Berolini, 811 págs.
- RYZHIKOV, M. K. (1975): Host specificity of helminth: the definition of the concept, terminology, clasification. Proc. Sec. Europ. Multic. Parasit. Togir: 263-264.

- SAHAY, U. (1970): On the validity of some Indian species of the genus *Spinitectus* Fourment, 1883. With a key of the Indian species. Annls. Parasit. hum. comp., **45**: 655-659.
- SAHAY, U. & PRASSAD, D. (1965): On a new species of nematode (Thelaziidae, Spinitectinae, *Spinitectus*, Fourment, 1883) with a key with a key to the species of the genus *Spinitectus*. Jap. J. Med. Sci. Biol., **18**: 143-150.
- SAIDOV (1953): Citado en SKRIABIN *et al.* (1971b).
- SARAIVA, A. (1994): Contribuição para o conhecimento da parasitofauna da enguia europeia *Anguilla anguilla* L.. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Oporto, 284 págs.
- SARAIVA, A. & CHUBB, J. C. (1989): Preliminary observatins on the parasites of *Anguilla anguilla* (L.) from Portugal. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., **9** (4): 88-89.
- SARAIVA, A. & MOLNÁR, K. (1990): *Myxobolus portucalensis* n. sp. in the fins of European eel *Anguilla anguilla* (L.) in Portugal. Rev. Iber. Parasitol., **50** (1-2): 31-35.
- SARKAR, N. K. & GHOSH, S. (1991): Two new myxosporida (Myxozoa: Myxidiidae) from freshwater fishes of West Bengal, India. Uttar Pradesh Journal of Zoology, **11** (1): 54-58.
- SAROGLIA, M. G., FANTIN, P. & ARLATI, G. (1985): Eel production in Italy - problems and perspectives. En: European Inland Fishery Advisory Commision (F.A.O.), Working Party on Eel, Perpignan.
- SCHAFERNA, K. & JÍROVEC, O. (1933): New parasite of our eels. Veda Prirodni, **14**: 205-209.
- (1934): Zur Kenntnis des *Myxidium giardi* Cépède. Zool. Anz., **105**: 266-270.
- SCHÄPERCLAUS, W. (1943): Darmococcidiosen, insbesondere die Knötchencoccidiose des Karpfens. Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfwissenschaften, **41**: 283-295.
- (1954): Fischkrankheiten, 3. Auflage, Akademie Verlag, Berlin, 708 págs.
- SCHMIDT, G. D. (1970): How to Know: The tapeworms. W.M. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa, 266 págs.
- (1986): Handbook of tapeworm identification. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, 675 págs.
- SCHMIDT, G. D. & KUNTZ, R. E. (1969): Nematode parasites of Oceanica, V. Four new species from fishes of Palawan, P. I., with a proposal for *Oceanicucullanus* gen. nov. Parasitology, **59**: 389-396.

- SCHMIDT, G. D. & ROBERTS, L. S. (1989): Foundations of Parasitology. Times Mirror, Mosby College Publishing, St. Louis, Toronto, Boston, 750 págs.
- SCHMIDT, J. (1912): The reproduction and spawning of the freshwater eel *Anguilla vulgaris*. Nature, **89**: 633-636.
- (1914): On the classification of the freshwater eels (*Anguilla*). Meddr. Kommn. Danm. Havunders. **4** (7): 1-19.
- (1922): The spawning places of the eel. Naturens Verden, **6**: 384-423.
- SCHMITZ, W. (1957): Die Bergbach - Zoozönosen und ihre Abgrenzung dargestellt am Beispiel der Oberen Fulda. Arch. Hydrobiol., **53**: 465-498.
- SCHNEIDER, A. (1866): Monographie der Nematoden. Berlin, 357 págs.
- SCHOLZ, T. (1984): The helminth fauna of fishes of the Brehyne Brook and the Botič Brook. En chekoslovaco. Diploma Work. Faculty of Sciences, Charles University, Prague.
- (1986): Observations on the ecology of five species of intestinal helminths in perch (*Perca fluviatilis*) from the Mácha Lake Fishpond System, Czechoslovakia. Vest. cs. Spelec. zool., **50**: 300-320.
- SEDLACZEK, J. (1986): *Zschokkella* (Protozoa: Myxosporidia) in the gall bladder of *Cyprinus carpio* in the GDR. (En ruso). Angewandte Parasitologie, **27** (1): 11-13.
- SETNA, S. B. & BANA, R. H., (1935): *Eimeria harpodini* n. sp., a new coccidium from *Harpodon nehereus* (Ham. and Butch.). J. R. Microsc. Soc., **55**: 165-169.
- SEYDA, M. (1973): Parasites of eel, *Anguilla anguilla* (L.) from the Szczecin Firth and adjacent waters. Acta ichthyologica et piscatoria, **2** (3): 68-76.
- SHULMAN, S. S. (1958): Specificity of fish parasites. Ibid, 109-121.
- (1959): New system of Myxosporidia. Voprosy Parazit. Karelii, 33-47.
- (1961): Specificity of fish parasites. En: Parasitology of fishes. Dogiel, V. A., Petrushevskii, G. K. & Polyanski, Y. I. Eds. Oliver and Boyd, Edinburgh, London: 104-116.
- (1962): Myxosporidia. En: Opredelitel presnovod. ryb. Bykhovska, SSSR, Moskva: 47-130.

- (1966): Myxosporidia of the fauna of the USSR. Nauka, Moscow, 504 págs.
- (1984): Parasitic Protozoa. En: Key to the parasites of freshwater fauna of USSR. Vol. 140 of the Keys to the fauna of the URSS. Bauer, O. N. Ed., Nauka, Leningrad, 428 págs.
- SHULMAN, S. S. & SHTEIN, G. A. (1962): En: Key to parasites of freshwater fish of the USSR. E. Bykhovsky Ed., Publ. House of the Academy of Sciences of the SSSR, Moscow-Leningrad: 7-197.
- SHTAIN, G. A. (1959): The parasite fauna of aquatic arthropods from some lakes in Karelia. Larval Acanthocephala from crustaceans. En ruso. En: Ekologicheskaya Parazitologiya. Y. I. Polyanski Ed., Izdatel'stvo Leningradskogo Universiteta, Leningrad: 195-204.
- SIDDIQI, M. N. & KHATTAK, A. R. (1984): Three new species of family Rhabdochonidae Skrjabin, 1946 from fishes of N.W.F.P. Pakistan Journal of Zoology, **16** (2): 181-188.
- SIEBOLD, Von C. T. (1863): Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Engelmann, Leipzig, 431 págs.
- SINHA, V. R. & JONES, J. W. (1967): On the food of the freshwater eels and their feeding relationships with the salmonids. J. Zool. Lond., **153**: 119-137.
- SITJÁ-BOBADILLA, A. (1991): Sphaerosporidae en la Lubina. Tesis Doctoral. Instituto de Acuicultura Torre de la Sal, Castellón, 390 págs.
- SKRJABIN, K. I. (1923): Paraziticheskie Nematodes presnovodnoj fauny Evropejskoj i otcasti Aziatskoj Rosii. En: Presnovodnaja fauna Evropenskoj Rossi, **2**. Moskva, 131 págs.
- SKRJABIN, K. I. & IVASHKIN, V. M. (1968): Evolution of Parasitic Nematodes of the Subclass Secernentea from the ecological aspect. Trudy Laboratorii Gel'mintologii, **19**: 169-185.
- SKRJABIN, K. I. & KAROKHIN, V. I. (1945): The structure of the taxonomy of nematodes of order Ascaridata Skrjabin, 1915. Doklady An SSSR, **48** (4): 318-320.
- SKRJABIN, K. I. & SCHULZ, R. (1940): Essentials of General Helminthology. Moskva, Selkhozgiz, 768 págs.
- SKRJABIN, K. I., SHIKHOBALOVA, N. P. & ORLOV, I. V. (1957): Essentials of Nematology. Trichocephalidae and Capillariidae of Animals and Man And the Diseases caused by them. VI. Academy of Sciences of the USSR, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- SKRJABIN, K. I., SHIKHOBALOVA, N. P., SOBOLEV, A. A., PARAMOV, A. A & SUDARIKOV, V. A. (1954): Key to Parasitic Nematodes, vol. 14. Moskva, Izdatel'stvo AN SSSR, 927 págs.

- SKRJABIN, K. I., SOBOLEV, A. A. & KHROMOVA, L. A. (1971a): Essentials of Nematology. Camallanata of Animals and Man and Diseases Caused by them, XII. Academy of Sciences of the USSR., Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- SKRJABIN, K. I., SOBOLEV, A. A. & IVASHKIN, V. M. (1971b): Essentials of Nematology. Spirurata of Animals and Man and Diseases Caused by them, XVI. Academy of Sciences of the USSR., Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- SKRYABINA, E. S. (1969): *Cyclozone acipensarum* Dogiel, 1932 (Cyclozoninae, Sobolev, 1949) and its position in the classification of parasites nematode. En ruso. Mater Nauch. vses Obshch. Gel'mint., **1**: 274-280.
- SOBOLEV, A. A. & BELOGUROV, O. I. (1968): A member of *Spinitectus* in an oceanic fish. En ruso. Sb. Parazity ziotnykh i restenij, **4**: 59-62.
- SOKAL, R. R. & ROLF, F. S. (1979): Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Ed. Blume, Madrid, 832 págs.
- SOLANGI, M. A. & OVERSTREET, R. M. (1980): Biology and pathogenesis of the coccidium *Eimeria funduli* infecting killifishes. Journal of Parasitology, **66**: 513-526.
- SOOD, M. L. (1968): Some nematodes parasites from freshwater fishes of India. India J. Helminth., **20**: 83-110.
- SORENSEN, P. W., BIACHINI, M. & WINN H. E. (1983): Individually marking American eels by freeze branding. Prog. Fish Cult., **45**: 62-63.
- SOUTHWELL, T. (1930): Cestoda in the Fauna of British India, vol. I. London, 391 págs.
- SPALL, R. D. (1970): The endoparasitic helminth of fishes from Lake Carl Blackwell, Oklahoma. Proc. Okla. Acad. Sci., **49**: 91-99.
- SPEER & DUSZYNSKY (1975): Citado en CARRERA (1987).
- SPENCER, M. E. & GIBSON, D. I. (1990): A list of old and recently erected monogenean genus-group names not included in Yamaguti's systema helminthum. Systematic Parasitology, **16**: 213-226.
- SPRAGUE, V. (1966): Suggested changes in "A revised classification of subphylum Protozoa", with particular reference to the position of the haplosporidans. Syst. Zool., **15**: 345-349.

- (1969): Need for drastic revision of the classification of subphylum Amoebozoa. En: Prog. Protozol. Int. Conf. Protozool. 3rd., Leningrad, 372 págs.
- SPROSTON, N. G. (1946): A synopsis of the monogenetic trematodes. Trans. Zool. Soc. London, **25**: 185-600.
- SRAMEK, A. (1901): Helminthen der an der zoologischen Station in Podiebrad (Böhmen) untersuchten Fische. Arch. naturw. Landesdurchforschung Böhmens, **11**: 94-118.
- STEINHAGEN, D. (1991): Ultrastructural observations on merogonic and gamogonic estages of *Goussia carpelli* (Apicomplexa, Coccidia) in experimentally infected common carp *Cyprinus carpio*. Eur. J. Protistol., **27**: 71-78.
- STEINHAGEN, D. & KORTING W. (1988): Experimental transmission of *Goussia carpelli* (Leger, Stankovitch, 1921; Protista: Apicomplexa) to common carp *Cyprinus carpio* L. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., **8**: 112-114.
- STOSSICH, M. (1896): Il genere *Ascaris* Linne. Lavoro Monografico. Boll. Soc. Adriat. SC. Nat., **17**: 9-20.
- STUDNICKA, M. & SIWICKI, A. (1990): The nonspecific immunological response in carp (*Cyprinus carpio* L.) during natural infection with *Eimeria subepithelialis*. Barnigdeh, **42**: 18-21.
- SULGOSTOWSKA, T. (1993): Parasites of eel, *Anguilla anguilla* (L.) from south-east Baltic Sea (Poland). Acta Parasitologica, **38** (2): 82-84.
- TARASCHEWSKI, H. (1985): Experimental transmission of *Acanthocephalus anguillae* (Palaeacanthocephala). Z. Parasitkde, **71**: 825-828.
- (1988): Host-parasite interface of fish acanthocephalans. I. *Acanthocephalus anguillae* (Palaeacanthocephala) in naturally infected fishes: LM and TEM investigations. Diseases of aquatic organisms, **4**: 109-119.
- TARASCHEWSKI, H., MORAVEC, F., LAMAH, T. & ANDERS, K. (1987): Distribution amd morphology of two helminths recently introduced into European eel populations: *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) and *Paratenuisentis ambiguaus* (Acanthocephala, Tenuisentidae). Dis. aquat. Org., **3**: 167-176.
- TESCH, F. W. (1974): Speed and direction of silver and yellow eels, *Anguilla anguilla*, released and tracked in the open North Sea. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch., **23**: 181-197.

- (1975): Migratory behaviour of displaced homing yellow eels (*Anguilla anguilla*) in the North Sea. Helgol. Wiss. Meeresunters. **27**: 190-198.
- (1977): The eel: biology and management of anguillid eels. Chapman and Hall, Londres, 434 págs.
- THATCHER, V. E. (1991): Amazon Fish Parasites. Amazoniana, **11** (3/4): 1-572.
- THOMAS, J. D. (1954): The food, growth and helminth parasites of trout (*Salmo trutta* L.) from four contrastd habitats with similar observations on the salmon parr (*Salmo salar* L.) and eels (*Anguilla anguilla* L.). Ph. D. Thesis, University of Wales.
- THOMPSON, J. D. (1908): Cultivation of the trypanosomes found in the blood of goldfish. J. Hyg., **8**: 75-82.
- THONEY, D. A. & HARGIS, W. J. (1991): Monogenea (Platyhelminthes) as hazards for fish in confinement. Annual. Rev. of Fish Diseases: 133-153.
- TRAVASSOS, L. (1919): Contribuição para a sistematica dos Dicrocoelinae Looss, 1899. Arch. Esc. Sup. Agr. Med. Vet., **3** (1/2): 7-24.
- (1924): Contribuições para o conhecimento dos helmintos dos batráquios do Brasil. I. Trematódeos intestinais. Sci. Med. Rio de Janeiro, **2** (11): 618-628.
- TRAVASSOS, L., ARTIGAS, P. & PEREIRA, C. (1928): Fauna helmintologica dos peixes de agua doce do Brasil. Archos Inst. Biol. S. Paulo, **1**: 5-67.
- TRIPATHI, Y. R. (1948): Some new myxosporidia from Plymouth with a proposed new classification of the order. Parasitology, **39**: 110-118.
- TROFIMENKO, V. I. (1962): The helminth fauna of freshwater and related fish Kanchatka. En ruso. Trudy Gel'mint Lab., **12**: 232-262.
- TUCKER, D. W. (1959): A new solution of the eel problem. Nature, **183**: 495-501.
- (1960): The Atlantic eel problem. Nature, **185**: 591-592.
- USPENSKAYA, A. V. (1976): The nuclear cycle of Myxosporidia according to cytophotometry. Acta Protozool., **15**: 301-313.
- (1982): New data on the life cicle and biology of Myxosporidia. Arch. Protistenkd., **126**: 309-338.

- (1984): Cytology of myxosporidia. (En ruso). Nauka, Leningrad, 122 págs.
- USUI, A. (1978): El cultivo de la anguila. Acribia, Zaragoza, 174 págs.
- VASIL'eva, L. M. & SULTANOV, R. R. (1981): Blood parasites in fish in baskhirian water bodies. En: Bor'ba s invazionnymi boleznyami. Ufa: 10-11.
- VAZ, Z. & PEREIRA, C. (1934): Contribuicao ao conhecimento dos nematodes des peixes fluviais do Brasil. Archos. Inst. Biol. S. Paulo, **5**: 87-103.
- VENTURA, M. T. & PAPERNA, I. (1984): Histopathology of *Myxidium giardi* Cépède, 1906 infection in european eels *Anguill anguilla* L., in Portugal. Aquaculture, **43**: 357-368.
- (1985): Histopathology of *Ichthyophthirius multifiliis* in fishes. J. Fish Biol., **27**: 185-203.
- VERMA, S. C. & AGRAWAL, M. P. (1932): A new specie of *Spinitectus* a nematode from India. Rec. Indian. Mus., **34**: 263-268.
- VIBERT, R. (1963): Neurophysiology of electric fishing. Trans Am. Fish. Soc., **92**: 265-275.
- VICENTE, J. J., RODRIGUES, H. O. & GOMES, D. C. (1985): Nematoides do Brasil. 1ª Parte: Nematoides de Peixes. Atas da Sociedade de biologia do Rio de Janeiro, **25**: 1-88.
- VINNICHENKO, L. N., SHTEIN, G. A., SHULMAN, S. S., TIMOFEEV, V. A. & ZAIKA, V. E. (1971): Parasitic protozoa of fishes from the Amur river basin. (En ruso). Parazitol. Sb., **25**: 10-40.
- VIVIER, E. & DESPORTES, I. (1990): Phylum Apicomplexa. En: Handbook of Protoctista. Margulis, L., Corliss, J. O., Melkonian, M. & Chapman, D.J. Jones & Bartlett Publishers, Boston: 549-573.
- VLADIMIROV, V. L. (1971): Immunitet u rib pri daktilogiroze. Parazitologiya, **5**: 51-58.
- VOJTKOVÁ, L. (1959): A contribution to knowledge of the fish parasites of the rivers Svitava and Syratka. Publ. Fac. Sci. Univ. Brno., **401**: 97-103.
- VOLF, F. & SMISEK, J. (1970): The eel in Czechoslovakian waters. Sbor. CSAZV, **28**: 395-410.
- (1989): Nye parasitter hos al - eksempel pa faren ved transport av levende fisk. Norsk Fiskeoppdrett, **11**: 50-51.

- VOLLESTAD, L. A., JONSSON, B. B., HVIDSTEN, N. A., NAESJE, T. F., HARALDSTAD, O. & RUUD-HANSEN, J. (1986): Environmental factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). Can. J. Fish. Aquat. Sc., **43**: 1909-1916.
- VOTH, D. R. & LARSON, O. R. (1968): Metazoan parasites of some fishes from Goose River, North Dakota. Rec. Indian Mus., **34**: 263-268.
- WAGNER, G. (1960): Der Entwicklungszyklus von *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet und der Einfluss physikalischer und chemischer Aussenfaktoren. Z. Fisch., **9**: 425-443.
- WALLIKER, D. (1968): Mixosporidea of some Brazilian freshwater fishes. J. Parasitol., **55** (5): 942-948.
- WANG, P. Q., ZHAO, Y. R. & CHEN, C. C. (1978): On some nematodes from vertebrates in South China. En chino. Fujian Shida Xuebao, **2**: 75-90.
- WARDLE, R. A. & MCLEOD, J. A. (1952): The zoology of tapeworms. University of Minnesota Press. Minneapolis, 780 págs.
- WELCOMME, R. L. (1981): Register of international transfer of inland fish species. FAO Fish. tech. Pap. **213**: 1-120.
- WESTERBERG, B. (1975): Countercount orientation in the migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). Göteborgs Univ. Oceanogr. Inst. Rep., **9**: 1-18.
- WESTIN, L. & NYMAN, L. (1975): Temperature as orientation clue in migrating silver eels *Anguilla anguilla*. Contr. Askö Lab. Univ. Stockholm, **17**: 1-16.
- WIERZBICKA, J. (1986): *Sphaerospora anguillae* sp. n. (Myxospora, Bivalvulida), a parasite of eel, *Anguilla anguilla* (L.). Acta Protozool., **25**: 119-122.
- (1987): *Zschokkella stettinensis* sp. n. (Myxosporidia, Bivalvulida) a parasite of eel *Anguilla anguilla* (L.). Acta Protozoologica, **26** (1): 79-82.
- WILLIAMS, E. H. (1983): New host records for some nematode parasites of fishes from Alabama and adjacent waters. Proc. Helminthol. Soc. Washington, **50** (1): 178-182.
- WILLIAMS, H. H. (1960): A list of parasite worms, including 22 new records, from marine fishes caught off British Isles. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. XIII, **2**: 705-715.
- (1970): Host specificity of fish parasites. J. Parasit., **56**: 482-483.

- WILLIAMS, H. H. & JONES, A. (1994): Parasitic worms of fish. Taylors & Francis LTD, London, 594 págs.
- WILLIAMS, I. C. & BOLTON, P. A. (1985): The helminth parasites of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.) from the Driffield Canal, North Humberside. Naturalist. **110**: 31-36.
- WOLF, K. & MARKIW, M. (1984): Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: New discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts. Science, **225**: 1449-1452.
- WOO, P. T. K. & BLACK, G. A. (1984): *Trypanosoma danilewskyi*: host specificity and host's effects on morphometrics. J. Parasitol. **70**: 788-793.
- WOODLAND, W. N. F. (1927): A revised classification of the tetraphyllidean cestodes, with description of some Phyllobothriidae from Plymouth. Proc. zool. Soc. London, 519.
- WOOTEN, R. (1973): The metazoan parasite fauna of fish from Hanningfield Reservoir, Essex, in relation to features of the habitat and host populations. J. Zool., Lond. **171**: 323-331.
- WOOTEN, R. & MCVICAR, H. (1982): *Dermocystidium* from cultured eels, *Anguilla anguilla* L., in Scotland. Journal of Fish Diseases, **5**: 215-222.
- WRIGHT, K. A. (1989): Parasites in peril—the trichuroid nematodes. En: Current Concepts in Parasitology. Ko, R. Hong Kong University Press, Hong-Kong: 65-80.
- WRIGHT, K. A., LEE, D. L. & SHIVERS, R. R. (1985): A freeze-fracture study of the digestive tract of the parasitic nematode *Trichinella*. Tissue and Cell, **17**: 189-198.
- WU, L. Y. (1955): The development of the stichosome and associated structures in *Trichinella spiralis*. Canadian Journal of Zoology, **33**: 440-446.
- XA-KY (1971): Nekotorye vidy nematod iz presnovodnyi ryb severnogo vietnama. Parazitologiya, **5**: 241-250.
- YAKOVCHUK, T. A. (1968): Specificity of some Monogenoidea. (En ruso). Leningrad: Izdat. "Nauka": 139-140.
- YAMAGUTI, S. (1935): Studies on the helminth fauna of Japan, 9 (1). Nematodes of fishes, I. Jap. J. Zool. **6**: 337-386.
- (1958): Studies on the helminth fauna of Japan. Part 52. Trematodes of Fishes. XI. Publs. Sero Mar. Biol. Lab. **6**: 369-384.

-
- (1959): Systema Helminthum. Vol. II. Cestodes of Vertebrates. Interscience Publishers, Inc., New York, 860 págs.
- (1961): Systema Helminthum. Vol. III. The Nematodes of Vertebrates. Interscience Publishers, Inc., New York, 1261 págs.
- (1963a): Systema Helminthum. Vol. IV. Monogenea & Aspidogastrea. Interscience Publishers, Inc., New York, 699 págs.
- (1963b): Systema Helminthum. Vol. V. Acanthocephala. Interscience Publishers, Inc., New York, 243 págs.
- YAMAMOTO, T. & SANDERS, J. E. (1979): Light and electron microscopic observations of sporogenesis in the Myxosporidia *Ceratomyxa shasta* (Noble, 1950). J. Fish Dis., **2**: 411-428.
- YARRELL, W. (1836): A history of British fishes. I. 1ª ed., London: 284-304.
- (1849): A history of British fishes I. 3ª ed., London: 144-167.
- YIN, W. & SPROSTON, N. G. (1948): Studies on the monogenetic trematodes of China, Parts 1-5. Sinensia, **19**: 57-85.
- YORKE, W. & MAPLESTONE, P. A. (1926): The nematode parasites of vertebrates. London.
- ZEDER, J. G. H. (1800): Anleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewurmer. Bamberg, 432 págs.

ABRIR 8.- FOTOGRAFÍAS

